ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERZEHNTER BAND

MIT 185 TEXTFIGUREN UND 31 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1917



Inhalt des vierzehnten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben am 13. Juli 1915

Zweites Heft

Ausgegeben am 30. November 1915

Drittes Heft

Ausgegeben am 12. September 1916

Viertes Heft

Ausgegeben am 19. Juni 1917

Zur Spermatogenese der Süßwasser-Tricladen.

Von

T. Rappeport.

Mit 4 Textfiguren und Tafel I.

Einleitung. Literatur.

Die große Formenmannigfaltigkeit der Spermien der Turbellarien ist schon wiederholt hervorgehoben worden. Sie legt es nahe, die einzelnen Formen miteinander zu vergleichen, Übergänge und phylogenetische Beziehungen zu suchen oder einzelne Formen als besondere Anpassungstypen zu erklären. Das wäre aber nur möglich auf Grund genauer Untersuchungen über die Genese der Teile des Spermiums. Merkwürdigerweise liegen aber gerade für die Turbellarien verhältnismäßig wenige spermatogenetische Arbeiten vor und wie unmöglich es ist, nach Abbildungen von fertigen Spermien oder kurzen Angaben über die Histogenese Vergleiche anzustellen, beweist z. B. ein Blick auf die Abbildungen der Spermatiden von *Plagiostoma Girardi*, wie sie Böhmig (1908) und Weygandt (1907) geben und derselben Stadien von Tricladen bei Arnold Schleip usw. und in dieser Arbeit. Man würde zunächst den (nach Weygandt auch aus der Zelle hervorwachsenden) spitzen Kegel in beiden für homolog halten; nun hat aber Böhmig, gestützt auf seine Färbungs-Reaktionen mit Triacid-Gemischen behauptet, daß dieser Kegel nicht aus der chromatischen, wie Weygandt meint, sondern der achromatischen Substanz hervorgehe. Er könnte dann also auch nicht dem sicher chromatischen, gleichgeformten Teil der Tricladenspermatiden homolog sein. Noch frappierender erschien mir die Ähnlichkeit der Zeichnungen Hofstens (1909) mit meinen Präparaten und doch sollen die einander ähnlichen Gebilde hier ganz anderer Herkunft sein. Es bleibt freilich erst noch sicher zu erweisen, daß seine »Körnchenschicht« (seine Fig. 8—13) wirklich Chromatin und nicht mit dem »Körnchenkranz« — also den Mitochondrien meiner Fig. 11—17 (Taf. I) identisch ist.

Die meisten Angaben über Spermien und Spermatogenese liegen noch für die Rhabdocoelen und Acoelen vor und zwar von v. GRAFF (1882), BÖHMIG (1891 und 1898), LUTHER (1904), WEYGANDT (1907), VEJDOVSKY (1895), ZACHARIAS (1886), JENSEN (1879 und 1883), REPIACHOFF (1893), KOLTZOFF 1909) u. a. Auf die Besprechung dieser Literatur gehe ich nicht näher ein; soweit sie zum Vergleich mit den hier zu behandelnden Spermienformen herangezogen werden kann, soll dies im folgenden geschehen. v. GRAFF teilt die Spermien der Rhabdocoelen nach ihrer Gestalt in vier Hauptgruppen ein, denen er noch aberrante Formen anschließt und in diese Gruppen dürften sich wohl auch alle Spermienformen der Turbellarien einreihen lassen: 1. einfach fadenförmige, 2. fadenförmige mit Kopf, 3. gesäumte, 4. mit Nebengeißeln versehene.

Die Spermien der Tricladen dürften wohl hauptsächlich dem letzteren Typus angehören. Auch da, wo sie ohne Geißeln beschrieben wurden, dürften dieselben, die oft überaus fein und an Schnitten nicht wahrzunehmen sind, übersehen worden sein, wie dies bestimmt von den Spermien von *Planaria lactea* seitens ARNOLDS der Fall war. Doch ist die Zahl der bearbeiteten Formen ziemlich gering. Die Spermatogenese von Tricladen haben SCHLEIP (1907) und ARNOLD (1909) ausführlich behandelt, die fertigen Spermien RETZIUS (1905—06), BALLOWITZ (1908) und HAMMERSCHMIDT (1908). Vorher sind die Spermien nur gelegentlich anderer Untersuchungen an Tricladen erwähnt. So von JIJIMA (1884), der die reifen Spermien von *Dendrocoelum lacteum* als außerordentlich lange, feine Fäden beschreibt, an denen er Kopf- und Schwanzende nicht zu unterscheiden vermochte. CHICHKOFF (1892) beschreibt und zeichnet sie bei *Planaria montana* (= *Pl. alpina*) als dünne Fäden mit rundem Kopf. Diese Darstellung ist unrichtig und es geht daraus hervor, wie vorsichtig solche gelegentliche Angaben über die Form der Spermien aufgenommen werden müssen. STEVENS (1904) bringt eine kurze Darstellung der Keimzellen von *Planaria simplicissima*. Sie findet acht Chromosomen in den Spermatogonien, vier oder drei in den Spermatocyten, keine Centrosomen noch Strahlungen, keine Synapsis. Die fadenförmigen Spermatozoen scheinen ihr nur aus Chromatin zu bestehen, und die im Ovidukt gefundenen zeigten einen knopfähnlichen Anhang in der Mitte, der aber den Spermien aus dem Hoden stets fehlte. Sie hält das für ein späteres Entwicklungsstadium; aber es liegt wohl die Vermutung nahe, daß es sich entweder um eine Deformation durch die Behandlung, oder um eine Verwicklung des Fadens handelt. — In seinen Tricladenstudien I stellt BÖHMIG (1906) auch die Spermiohistogenese von *Sabussowia dioica* und *Procerodes ulvae* dar. Er findet in den Spermatiden proximal von dem noch runden Kern, den

häufig eine Vacuole umgibt, die er für eine Schrumpfungserscheinung hält, ein Idiozom mit ein oder zwei Centrosomen. Später ist immer nur ein Centrosom am distalen Ende der Spermatide zu erkennen, welches möglicherweise aus der Verklebung der zwei entstanden sein soll; das Idiozom ist noch zu sehen, enthält aber kein Centrosom mehr, später sitzt es dem Kern kappenartig auf und Böhmig hält es für möglich, daß es wenigstens die vordere achromatische Hülle des Kopfes liefere, wenn er es auch oft in dem abgestoßenen Teil des Plasmas gefunden hat. Von der Stelle des Centrosoms aus bildet sich ein Achsenfaden und unabhängig von diesem (neben ihm) ein Cytoplasmafaden, die sich später spiralig umeinander wickeln sollen. Jetzt unterscheidet er auch einen vorderen und hinteren Centralkörper und zwischen ihnen ein kurzes Stäbchen. Von dem hinteren scheinen ihm sehr häufig zwei Nebengeißeln abzugehen. Der Kern hat sich zu dieser Zeit schon bedeutend in die Länge gestreckt. Er gibt leider keine Abbildung von den fertigen Spermien, die er als »zart gesäumt« und etwa 75 μ lang bezeichnet. In einer späteren Arbeit über die Spermiogenese von *Procerodes gerlachei* n. sp. (1908) behandelt Böhmig auch die früheren Stadien: In den Spermatogonien sieht er sechs in den Spermatocyten 12 Chromosomen und hält es für möglich, daß die sechs Doppelschleifen der Spermatocyten durch Parallellagerung und Verschmelzung der zwölf einfachen entstehen. Die erste Reifungsteilung ist eine heterotypische, die zweite homotypisch. Böhmig hebt auch die ganz periphere Lage des Centrosoms als auffällig hervor. Zwischen den Reifeteilungen nimmt er ein Ruhestadium an, in dem aber keine ganz regelmäßige Verteilung des Chromatins im Kern stattfindet. Ein Idiozom sieht er sowohl in Spermatocyten, manchmal mit zwei Centrosomen, als in Spermatiden und es soll bei der Ausbildung des Spermatozoons im abgestoßenen Cytoplasma liegen bleiben. In den jungen Spermatiden liegt das Centrosom zunächst an derselben Stelle wie während der Teilung, dann soll es erst in das Idiozom einwandern, um bald wieder herauszutreten und sich zu teilen; doch konnte er später hinter dem Kern immer nur ein Centrosom wahrnehmen. Zwischen Kern und Idiozom sah Böhmig in den Spermatiden »eine mit Eisenhämatoxylin, aber nicht mit Hämatoxylin allein stark färbbare Substanz«, deren erste Spuren er zuweilen schon in den Spermatocyten I in Form kleiner Körnchen in der Nähe des Idiozoms fand und der er keinen Anteil an der Bildung des Spermiums zuschreibt. Er glaubt, daß sie aus dem Kern stammt und zwar aus den »nucleolus-ähnlichen Körpern« des ruhenden Spermatidenkernes, gibt aber keine nähere Begründung für diese Ansicht. Wahrscheinlich hat er Fragmente des Mitochondrialapparates gesehen und auch sein Idiozom gehört vielleicht hierher.

Retzius (1905 u. 06) bringt in seinen Spermien-Untersuchungen Abbildungen und kurze Beschreibungen der Spermien von drei nicht näher bestimmten »Planaria-ähnlichen Turbellarien«, eine davon (Turb. D, 06) mit zwei langen Geißeln. Hervorzuheben ist das Vorhandensein von stark färbbaren Körnchen in einem Teil des schlauchartig gewundenen Körpers; Retzius bezeichnet diesen Teil bei der Turbellarie B (1905) als »Schwanz«. 1906 stellt er es dagegen als Frage auf, welcher Teil des Spermiums dem Kopf, welcher dem Schwanz entspreche, ist aber mehr geneigt, nur die Cilien als Schwanz zu bezeichnen. 1909 beweist er an *Prostheceraeus* durch Färbung nach Biondi diese Ansicht. Von der Turbellarie B (05) hat er auch einige Entwicklungsstadien gefunden, die vor dem Kern einen »Nebenkörper« aufwiesen.

Eine ausführliche Darstellung der Spermiogenese der Planarien liefert zuerst Schleip (1907). Er beschäftigt sich hauptsächlich mit den Veränderungen des Chromatins und sucht die Probleme der Reduktion, Individualität und qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen zu klären. Sein hauptsächliches Untersuchungsobjekt ist *Planaria gonocephala*, daneben zieht er noch *Polycelis nigra*, *Pol. cornuta* und *Dendrocoelum lacteum* in Betracht, die sich im wesentlichen ganz gleich verhalten. Er gibt ungefähr folgende Darstellung: Der Hodenfollikel entsteht als Anhäufung sogenannter »Stammzellen« aus dem Parenchym, die ein Syncytium bilden und zeigt keine Abgrenzung gegen das Parenchym. Er vergrößert sich sowohl durch Teilung der Zellen, als auch durch Anlagerung neuer. Besondere, mit Epithel versehene Ausführungsgänge der Hodenbläschen existieren nicht. Einige »Stammzellen« scheinen direkt zu Spermatocyten heranzuwachsen, andere vermehren sich durch Teilung, stellen also Spermatogonien dar. Im Kern ist das Chromatin in Form von Körnchen verteilt, kein Liningerüst, immer ein Nucleolus in einem körnchenfreien Hof zu sehen, im Protoplasma keine weiteren Differenzierungen. Bei der Teilung treten 16 V-förmige Chromosomen auf, die wohl Größenunterschiede zeigen, aber ohne daß sich eine Konstanz derselben nachweisen ließ. In den Spermatocyten ist das Chromatin zuerst in Form von Körnchen zu kurzen Fäden angeordnet, später in, wahrscheinlich 16, dünnen Schleifen, deren freie Enden gegen den Nucleolus gerichtet sind. Die dicken, längsgespaltenen Chromatinfäden kommen durch Längskonjugation von je zwei dünnen zustande, was daraus hervorgeht, daß die Fäden 1) doppelt so dick und längsgespalten sind, 2) nur in der halben Anzahl, also acht vorkommen, und 3) sich Übergangsstufen finden, in welchen teils dicke, gespaltene Fäden, teils dünne, oft parallel laufende zu sehen sind. Er nennt dieses Stadium Synapsis, hält aber die nur manchmal

und in einzelnen Präparaten gehäuft auftretende Konzentration der Schleifen an einer Seite des Kerns — also das eigentliche Synapsisstadium verschiedener Autoren — eher für ein Kunstprodukt. Indem die zuerst deutlich aus Mikrosomen zusammengesetzten Doppelfäden glatt werden, sich in verschiedener Weise umeinander schlingen und schließlich, an ihren Enden verklebt, zu Ringen und Kreuzen umgebildet werden, liefern sie die charakteristischen Figuren der ersten heterotypischen Reifungsteilung. Diese ist, da die Chromosomen an den Verklebungsstellen auseinandergezogen werden, die Reduktionsteilung. Ohne Ruhestadium ordnen sie sich zur zweiten homotypischen Reifungsteilung an. Die Umbildung der Spermatiden zu den Spermatozoen. hat SCHLEIP nicht genauer untersucht. Er beschreibt nur, daß sie zu Büscheln angeordnet der Follikelwand — d. i. der äußersten Samenzellschichte — aufsitzen, der Kern am distalen Ende birnförmig wird. nachdem durch Verdichtung eine homogen und intensiv gefärbte Chromatinmasse in einem hellen Hof entstanden ist. An seinem spitzen Ende liegt jetzt ein Centrosom, von dem manchmal ein feines Fädchen abzugehen schien; vorher, solange der Kern noch rund war, will SCHLEIP meist zwei Centralkörper an »entgegengesetzten Seiten des Kerns« gesehen haben, gibt aber leider keine Abbildung davon, ebensowenig von den fertigen Spermatozoen. von welchen er nur sagt, daß sie sehr lange, gleichmäßig dünne Fäden darstellen, ohne daß er weitere Differenzierungen an ihnen wahrnehmen konnte.

Die reifen Spermien hat zuerst BALLOWITZ (1907 und 08) an *Dendrocoelum punctatum* eingehend bearbeitet. ist aber dabei zu einem falschen Resultat gekommen, indem er angibt, daß diesen Spermien das Chromatin überhaupt fehle. Allerdings schwächt er diese Behauptung in der zweiten Publikation durch den Zusatz ab: »es müßte denn sein, daß die ganze Hauptfaser einen solchen (nämlich einen ‚Kopf‘) darstelle« und stellt die Frage auf, »ob der Kern für das reife Spermium ganz verloren geht, oder. möglicherweise unter Reduktion, oder doch unter chemischer Umwandlung, in die Hauptgeißel in irgend einer Form, etwa als Faser oder Faserbestandteil übertritt«. Im übrigen soll die Arbeit hauptsächlich die durch Maceration sichtbar werdende fibrilläre Struktur sowohl der Geißeln, als des »Hauptfadens« dartun. welch letzterer wieder aus einer dunkler gefärbten, schon im nicht macerierten Präparat als wellenförmige Linie zu erkennenden und einer blasseren Faser zusammengesetzt ist. Auch diese können wieder in zahlreichere Fibrillen zerfallen, die dunklere erst, nachdem eine starke färbbare Hülle sich von ihr losgelöst hat. Trotzdem, wie er sagt, die Anheftung der beiden Geißeln, an die dunklere Faser, eine sehr feste ist, stellt er doch das Vorhandensein eines Centralkörpers

in Abrede. Auch die über die Anheftungsstelle hinausgehende »Spitze« kann sich auffasern, der dunklere Faden reicht auch über die Ansatzstelle der Geißeln hinaus. Wenn auch durch diese Untersuchungen von Ballowitz die Gestalt der Tricladenspermien endgültig festgestellt erscheint, so ist doch über die Natur und Herkunft der einzelnen Teile darin nichts gesagt. Etwas mehr Licht bringt in diese Frage eine kurze Publikation Hammerschmidts (1908) über die Spermien von *Planaria lactea*. Er stellte fest, daß die dunklere Faser des »Hauptfadens« von Ballowitz sich an Giemsa-Präparaten rot färbt und nach Beobachtungen an Spermatiden aus dem Kern entsteht, während die bei Ballowitz blassere Faser blau gefärbt und aus dem ganzen Plasma der Spermatide gebildet sein soll. Nur an dieser, nicht an der dunkleren, die gar nicht so weit nach vorn reicht, setzen die blaugefärbten Geißeln an. Ein Centrosom konnte er bei der angewandten Technik nicht darstellen, doch sah er ein solches auf Schnittpräparaten an Spermatiden distal vom Kern. Auch fand er, daß die Geißeln, schon während der Kern noch rund ist, unabhängig von diesem entstehen. Er homologisiert nun die einzelnen Teile dieser Spermien mit jenen anderer Tiere folgendermaßen: die Hauptfaser bis zum Ende des Chromatinfadens entspricht dem »Kopf«, der sich anschließende Teil bis zum Ansatz der Geißeln dem »Hals«, diese plus der »Spitze« dem »Schwanz«.

Arnold (1909) polemisiert hauptsächlich gegen einige Angaben Schleips. Er führt eine Anzahl Gründe an, die das Vorhandensein einer Synapsis als Stadium der Kondensation des Chromatins an einer Seite des Kerns beweisen sollen, findet auf keinem Stadium der Spermatocyte mehr als acht Schleifen, verwirft daher die Ansicht Schleips, daß die Chromosomen der ersten Reifeteilung durch Längskonjugation von 16 dünnen Schleifen entstehen und gibt ein Ruhestadium zwischen den Reifeteilungen an. Das fertige Spermium zeichnet er als ziemlich dicken, chromatischen Faden, ohne auf die Frage der Geißeln, die ja schon von Böhmig und Luther erwähnt wurden, irgend einzugehen. Bemerkenswert ist, daß er in den Spermatocyten und Spermatiden einen »chromatischen Körper« und ein »Archosom« findet, die in späteren Stadien in komplizierte Beziehungen zueinander und zu einer sich bildenden Vacuole treten sollen, deren Darstellung mir ziemlich unverständlich und weder mit meinen Präparaten, noch mit den Abbildungen anderer Autoren in Übereinstimmung zu bringen ist. Nur seine Fig. 46 u. 47a auf Tafel XXIII könnten sich einigermaßen mit meinen Fig. 13 und 17 (Taf. I) decken und es scheint, daß sein »chromatischer Körper« wenigstens teilweise dem von mir gefundenen Mitochondrial-Apparat entspricht.

Was diesen letzteren anbelangt, so habe ich die wichtigsten Resultate

darüber bereits in einer vorläufigen Mitteilung (1914) veröffentlicht. Damals waren mir die Befunde von Bloch (1913), betreffend die Mitochondrien in Samenzellen von *Dendrocoelum lacteum* noch nicht bekannt. Ihre Zeichnungen stimmen recht wohl mit meinen Beobachtungen überein, doch konnte ich außer dem kompakteren Mitochondrienkörper keine Chondriokonten in älteren Spermatocyten darstellen, auch lag erwähnter Körper bei meinen Objekten auch in den reiferen Spermatiden nicht seitlich, wie in ihrer Fig. 33, sondern proximal vom Kern. Was jedoch ihre Deutung dieses Gebildes als Golgi-Koppscher Apparat anbelangt, so kann ich ihr nicht beistimmen, wie weiterhin ausgeführt werden wird.

Endlich seien noch die Befunde Koltzoffs (1909) erwähnt, der einige Spermatiden von *Procerodes* mit zwei Geißeln (eine mit zwei nebeneinanderliegenden Centrosomen) abbildet und in deren schon gestrecktem Kern eine Andeutung eines spiraligen plasmatischen Fadens (wie auch im Chromatinfaden von *Monotus*) findet, den er als »Skelettfaser« auffaßt. Ich füge hier gleich hinzu, daß er an Entwicklungsstadien der »gesäumten« Spermien von *Monotus*, *Aphanostoma* und *Macrorhynchus* ebenfalls zwei Geißeln findet.

Eigene Untersuchungen.

Aus obiger Besprechung der Literatur geht hervor, daß einerseits das Verhalten des Chromatins während der frühen Stadien, andererseits die reifen Spermien der Tricladen zwar eingehender untersucht waren, eine zusammenhängende, ausführliche Darstellung der Spermatogenese der Tricladen aber fehlte. Vor allem war die Natur und Herkunft der einzelnen Teile des Spermatozoons nicht vollkommen befriedigend klargelegt, ein Centralkörper an ihnen nicht nachgewiesen und darum die Stellung dieser Spermien zu denjenigen anderer Tiere nicht geklärt. Außerdem war (abgesehen von den kurzen Bemerkungen in der jüngst erschienenen Publikation von Bloch) noch nichts über die in letzter Zeit in den Samenelementen so konstant nachgewiesenen Mitochondrien bekannt. In vorliegender Arbeit soll der Versuch gemacht werden, diese Lücken auszufüllen und eine zusammenhängende Darstellung der Spermatogenese einiger Süßwassertricladen zu geben. Dabei habe ich die Umgestaltungen des Chromatins in den Spermatogonien und Spermatocyten nicht eingehender behandelt, da einerseits diese von Schleip und Arnold bereits sehr gründlich untersucht waren und andererseits mein Objekt in dieser Hinsicht wegen der geringen Größe der Kerne und der großen Zahl der Chromosomen (*Planaria alpina* hat sicher mehr wie 16) zu ungünstig war, als daß ich etwas anderes als eine Wiederholung der von anderen Autoren

schon oft gegebenen Beschreibung dieser Vorgänge hätte liefern können. Nur wo die Angaben Schleips und Arnolds divergieren, bin ich näher auf diesen Punkt eingegangen.

Material und Methode.

Mein hauptsächliches Untersuchungsobjekt war *Planaria alpina*, die ich sowohl an Schnitt- als Ausstrichpräparaten, als auch frisch untersuchte. Die Tiere wurden in Lunz gesammelt und teils dort an der biologischen Station verarbeitet, teils mir von derselben lebend nach Wien gesandt, wofür ich der Leitung der Lunzer Biologischen Station zu großem Dank verpflichtet bin[1]).

Daneben untersuchte ich *Polycelis nigra* an Schnitt- und Ausstrichpräparaten, *Planaria polychroa* und *Polycelis cornuta* (von letzterer hatte ich allerdings nur sehr junge Stadien) an Schnitten. Außerdem standen mir Schnittpräparate des II. Zoologischen Institutes in Wien zur Verfügung, und zwar von *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria gonocephala* und *Euplanaria*, die zum Vergleich herangezogen wurden, deren Fixierung und Färbung aber für meine Zwecke meist nicht ausreichte.

Die untersuchten Arten verhielten sich in allen wesentlichen Punkten gleichartig, besonders konnte ich an allen Präparaten, deren Fixierung und Färbung hierfür geeignet war (*Planaria alpina*, *Polycelis nigra*, *Planaria polychroa* und *Euplanaria*) den Mitochondrial-Apparat im wesentlichen gleich ausgebildet beobachten. Sie unterscheiden sich in bezug auf die Lage des Hodens, die Zeit der Geschlechtsreife, die Zahl der Chromosomen usw.

Für Schnittfärbung wurden folgende Methoden angewandt: Fixierung mit Sublimat-Eisessig-Alkohol oder Sublimat allein (heiß oder kalt), Flemingscher Lösung (stark), Hermannscher Lösung, Osmium-Pyrogallussäure und Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin (manchmal mit Bordeaux), Delafields Hämatoxylin (manchmal mit Fuchsin), Flemings Dreifachfärbung, Giemsa, Bleu de Lyon mit Magenta, ferner die Bendasche und Régaudsche (Proc. III) Mitochondrienmethode.

Die Ausstrichpräparate wurden in der Weise hergestellt, daß die Tiere aufgeschnitten und in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung oder Ringerscher Flüssigkeit ausgetupft und hierauf entweder über Osmium-

---

[1]) Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle auch allen anderen, die meiner Arbeit Förderung zuteil werden ließen, meinen Dank abzustatten, insbesondere meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Hatschek, und Herrn Professor Dr. H. Joseph, sowie Herrn Dr. S. Kuschakewitsch aus Kiew, dem ich die Anregung zu dieser Untersuchung und wertvolle methodische Winke verdanke.

dämpfen oder durch direktes Auflegen der Deckgläschen auf die Fixierungsflüssigkeiten (Sublimat, FLEMMING, $1/_2\%$ Osmiumsäure) fixiert wurden. Gefärbt wurde mit Carbolgentiana, Eisenhämatoxylin, Carmin mit Bleu de Lyon, Rosanilin (Methode von RETZIUS), Bismarckbraun und nach Giemsa (feucht).

Bau und Entwicklung des Hodens.

Was den Bau und die Entwicklung des Hodens betrifft, kann ich die Beobachtungen SCHLEIPS bestätigen, daß der Hoden durch Zusammenlagerung von spindelförmigen Zellen, die sich zunächst gar nicht von den anderen Mesenchymzellen unterscheiden, entsteht. Von diesen Zellen, den sogenannten »Stammzellen«, soll auch die Regeneration ausgehen. Der Übergang zu den Parenchymzellen ist ein so allmählicher, daß, wie SCHLEIP sagt, »am Rand der Follikel stets einige Zellen liegen, von welchen es zweifelhaft ist, ob sie zum Hoden oder zum Parenchym zu rechnen sind«. Nur konnte ich, mit anderen Autoren, an reifen Hoden eine mehr oder weniger zarte Membran konstatieren, in welcher ich aber, entgegen den Angaben GRAFFS für *Terricola* (1899), BÖHMIGS für *Maricola* (1906) und MICOLETZKYS für *Planaria alpina* (1907), niemals besondere Kerne fand. Auch JIJIMA (1884) erwähnt eine kernlose *Tunica propria* und ich stimme mit CHICHKOFF insofern überein, als ich die von den Autoren in der Wand des Hodenfollikels gefundenen Kerne für junge Samenzellen halte. Taf. I, Fig. 1 stellt ein Hodenbläschen von *Dendrocoelum lacteum* dar, in dem die Spermaproduktion schon so weit fortgeschritten ist, daß die Wand stellenweise nur noch von kernlosen Plasmamassen gebildet wird, die offenbar dadurch entstanden sind, daß sich die hier gelegenen Samenzellen in Spermien umgewandelt haben, wobei der größte Teil des Plasmas abgestoßen wird. Gegen das Parenchym wird diese Wand von einer stärker färbbaren Membran abgegrenzt (die *Tunica propria* Jijimas), die auch in jüngeren Stadien, wo die Wand noch von epithelartig angeordneten Spermatocyten gebildet wird, zu beobachten ist. Doch fand ich sie an meinen Präparaten meist viel zarter, als in diesen von *Dendrocoelum*. Besondere Kerne habe ich, wie gesagt, in ihr niemals gefunden. Dagegen habe ich im Gegensatz zu SCHLEIP häufig mit Epithel ausgekleidete Ausführungsgänge des Hodens gesehen, in die derselbe allmählich übergeht, was vielleicht auch Veranlassung zu Irrtümern gegeben hat.

Spermatogonien.

Diese sah ich nur in ganz jungen Follikeln, in welchen noch keine epithelartige Anordnung der Elemente Platz gegriffen hat, in reiferen

auch nicht am Rande. Ich vermute darum auch, daß häufig sehr junge Spermatocyten für Spermatogonien angesehen wurden, so vielleicht von Bloch, deren Fig. 26 ich eher für eine junge Spermatocyte halten möchte. Diese Stadien können in der Tat sehr leicht verwechselt werden und Böhmig (1908) sagt, daß es fast unmöglich sei, sie zu unterscheiden. Indessen glaube ich, daß die Spermatogonien doch an folgenden Merkmalen zu erkennen sind: 1) das Plasma ist sehr spärlich und dicht von Granulis erfüllt und färbt sich, wahrscheinlich deshalb, dunkler. 2) zwischen den Zellen sind normalerweise keine Grenzen zu sehen, da die Zellmembran sich nicht besonders tingiert; wo zwischen den Zellen Lücken auftreten, liegt sicher Einwirkung der technischen Behandlung zugrunde (worauf auch Schleip hinweist), denn die Konturen der benachbarten Zellen passen so ineinander, daß jeder Konvexen der einen Zelle eine Konkave der benachbarten entspricht, wie dies bei gedrängter Lage zustande kommt (Fig. 2, Taf. I). Andererseits spricht aber gerade diese Tatsache wieder gegen Schleips Ansicht, daß es sich hier um ein wirkliches Syncytium handelt. Es sind eben nur, wo die Zellen nicht künstlich auseinander gerissen sind, die Zellgrenzen nicht sichtbar, während sich in den Spermatocyten eine zarte, stärker färbbare Zellmembran immer deutlich wahrnehmen läßt. Ob die Vermutung Schleips, daß einige »Stammzellen« direkt zu Spermatocyten werden, richtig ist, konnte ich nicht entscheiden, halte es aber für möglich, aus dem schon von ihm angeführten Grunde, daß man in ganz jungen Hoden oft schon Prophasen der Reifungsteilung findet, ferner wegen der bedeutenden Größendifferenzen von Kernen des gleichen Stadiums und wegen des überaus seltenen Vorkommens von Spermatogonienteilungen und ihren Vorstufen. Der Beschreibung, die Schleip von dem Verhalten des Chromatins gibt, habe ich nichts hinzuzufügen, außer daß ich meist mehr als einen Nucleolus gesehen habe und daß die Zahl der Chromosomen, die ich nicht genau feststellen konnte, bei *Planaria alpina* größer zu sein scheint (20—24). Fig. 2, Taf. I, zeigt die Ausbildung der Chromosomen im Spermatogonienkern; Centrosom und Strahlung habe ich nicht wahrnehmen können. Fig. 3, Taf. I, gibt einen Teil eines jungen Hodenfollikels wieder, in der Mitte eine Spermatogonienteilung. Man bemerkt die Größenunterschiede der Kerne, die wohl darauf hindeuten, daß die sich anlegenden, spindelförmigen Stammzellen (St_1, St_2) erst heranwachsen, ehe sie sich teilen. Mitochondrien konnte ich in Spermatogonien nicht mit Sicherheit nachweisen, doch ist es möglich, daß die kleinen Körnchen, mit welchen die ganze Zellgruppe immer übersät erscheint und die wahrscheinlich dem Plasma die, mit Eisenhäm. dunkle, mit der Bendaschen Methode blauviolette Färbung verleihen, zum Teil wenigstens Mitochondrien darstellen.

Allerdings muß das Plasma auch sonst zahlreiche Granula enthalten, denn sie ließen sich auch mit Sublimat-Eisess.-Alk. darstellen, bei welcher Methode die Mitochondrien der Spermatocyten nicht zu sehen waren.

Spermatocyten.

Auch hier kann ich SCHLEIPS Beschreibung der Chromosomenbildung im allgemeinen bestätigen, insbesondere konnte ich auch alle Übergangsstadien beobachten, die dafür sprechen, daß die dicken Schleifen des Bukettstadiums durch paarweise Längskonjugation der dünnen entstehen. Ein Irrtum in betreff der Aufeinanderfolge der Stadien erscheint ausgeschlossen, da die Größenzunahme in diesen Stadien einen ganz sicheren Anhaltspunkt liefert, auch wenn man die oben erwähnte Variabilität in dieser Hinsicht in Betracht zieht. Meine Beobachtungen weichen nur insofern ab, als ich sowohl die dünnen, als die doppelten, als auch die dicken Schleifen aus kleinen runden Körnchen zusammengesetzt fand und es machte mir den Eindruck, als ob je zwei nebeneinanderliegende Körnchen der Doppelschleifen miteinander zu einem größeren der dicken Schleifen verschmölzen. Auch konnte ich an meinen Präparaten keine so strenge Orientierung aller Schleifenenden gegen die eine, abgeplattete Seite des Kerns konstatieren, wie sie SCHLEIP in seiner Fig. 15 und 17 abbildet; an den Instituts-Präparaten von *Planaria gonocephala* habe ich sie jedoch auch gesehen, bin aber nicht sicher, ob hier wirklich ein Unterschied zwischen den Arten vorliegt, oder nur durch die andere Methode vorgetäuscht wird. In keinem meiner Präparate aber, in welchen Spirem- und Bukettstadien in Mengen zu sehen waren, habe ich Synapsisstadien im Sinne ARNOLDS (d. h. eine Kondensation der chromatischen Schleifen an einer Seite des Kerns, während ein großer Teil des Kerns von solchen frei bleibt) gesehen, außer an einigen Stellen, wo auch die übrigen Kerne deutlich Zeichen schlechter Fixierung aufwiesen; an einigen Instituts-Präparaten (die nicht für diese speziellen Zwecke angefertigt wurden) von *Dendrocoelum* hingegen waren sie ziemlich häufig. Mit SCHLEIP, MEVES u. a. bin ich daher der Ansicht, daß es sich bei der Zusammenballung des Chromatins um eine durch das Fixierungsmittel hervorgerufene Kontraktion des Chromatins handelt. Die Gründe, die ARNOLD gegen diese Ansicht und für die seine anführt, lassen sich leicht widerlegen: 1) Die Beobachtung an überlebenden Zellen ist hier nicht beweisend, weil durch die Einwirkung des veränderten Mediums (Wasser, physiologische Lösung usw.) schon eine Veränderung eintreten kann und tatsächlich sehr häufig eintritt, wie ich speziell für Planarien Spermatiden konstatieren konnte, wo ich einzelne Zellbestandteile (Geißeln, Centralkörper, Mitochondrial-Apparat) lange

unverändert sah, während der Plasmakörper und Kern immer sehr bald eine Quellung zeigten. 2) Daß die Erscheinung auch am Rande und trotzdem die Tiere in kleine Stücke zerschnitten waren, auftrat, ist ebensowenig beweisend, denn man findet oft gerade an den ganz peripheren Partien die destruktive Wirkung der Behandlung ausgeprägt, vielleicht weil diese Teile sich noch vor der Fixierung rascher abnormal verändern. 3) Nicht viel stichhaltiger ist der Grund, daß die Kontraktion in den einzelnen Zellen nach verschiedenen Seiten des Kerns gerichtet war, denn einerseits dringt ja die Fixierungsflüssigkeit von verschiedenen Seiten ein und andererseits ist es sehr wohl denkbar, daß die Kontraktion immer nach einem irgendwie dazu prädestinierten Punkt des Kerns gerichtet ist, z. B. nach der Stelle der dichtesten Chromatin-Ansammlung, dem Nucleolus oder der Stelle, nach welcher die Schleifenwinkel konvergieren. Jedenfalls habe ich an gut fixierten Präparaten immer nur Buckettstadien gesehen, in welchen die Chromatinschleifen nur an der inneren Oberfläche des Kerns mit einer Konvergenz der Schleifenwinkel angeordnet waren.

Von Differenzierungen des Plasmas habe ich zunächst ein Idiozom häufig wahrnehmen können (Taf. I, Fig. 5 *Sph.*). Es saß dem Kern mützenartig an einer Stelle auf und bestand aus einer dichteren Plasmamasse, an der meist ein stärkerer färbbarer Rand und ein dunkles Körnchen im Innern, das aber nicht so scharf hervortrat, daß ich es mit Sicherheit als Centralkörper ansprechen könnte, zu bemerken war. — Sehr auffallend und konstant treten in diesen Stadien Gebilde auf, die ich aus Gründen, die ich später zusammenfassen will, als Mitochondrial-Apparat anspreche[1]). In den jüngsten Spermatocyten sind es kleine und größere Körnchen oder Stäbchen, die immer in der Nähe des Kerns liegen. Bald zeichnet sich eines unter ihnen durch besondere Größe aus (Taf. I, Fig. 4). Später habe ich keine Körnchen und kleine Stäbchen mehr in den Spermatocyten gesehen, sondern immer nur große, meist mehr oder weniger gekrümmte Stäbchen, seltener kompakte runde Körper, welch letztere Form jedoch möglicherweise durch Quellung entstanden sein könnte. Sie treten selten in der Einzahl, meist zu zwei, oder vier, selten auch drei auf. Bei *Planaria alpina* liegen dann meist je zwei parallel, und es hat den Anschein, als ob die Vermehrung durch Teilung der Stäbchen der Länge nach zustande käme und am Ende der Wachstumsperiode je ein, aus einem Paar solcher paralleler Stäbchen bestehender Körper, an je einer Seite des Kerns (in der

---

[1]) Ich verwende hier den Ausdruck »Mitochondrien« als den von Benda ursprünglich gebrauchten, ohne Rücksicht auf die Struktur dieser Gebilde, während in neuerer Zeit Duesberg und Meves eine andere Nomenklatur eingeführt haben.

Längsrichtung der Zelle) gelegen wäre. (Fig. 5, 6. 7. Taf. I.) Die Textfig. I, II, III geben eine Reihe solcher Typen wieder. I eine Serie in der Reihenfolge der vermutlich aufeinanderfolgenden Stadien (nach Benda-Präparaten), II kompakte Körper, wahrscheinlich Artefacta (Fixierung nach Hermann), beide von *Planaria alpina*, III von *Planaria polychroa* (Benda), bei welcher die Stäbchen meist sehr stark fast zu Ringen gebogen sind und selten zu zweien parallel liegen. (Die Figuren sind mit dem Zeichenapparat, etwa 1800fach vergrößert, gezeichnet.)

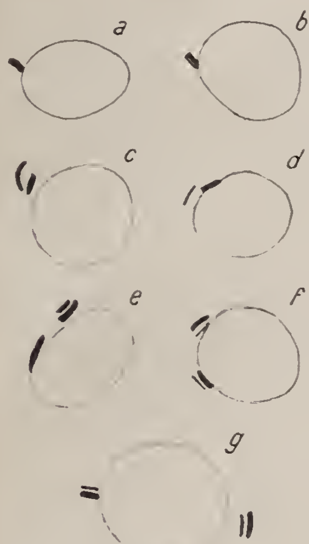


Fig. I.

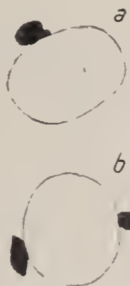


Fig. II.


Fig. III.

Die erste Reifungsteilung ist, wie Schleip und Arnold übereinstimmend angeben, eine heterotypische Reduktionsteilung, die zweite homotypisch. Ein Ruhestadium zwischen den beiden Reifungsteilungen konnte ich ebensowenig wahrnehmen wie Schleip und glaube, daß die von Arnold als solches aufgefaßten Stadien in Wahrheit junge Spermatiden sind. Die stäbchenförmigen Centralkörper liegen, wenn die Spindel voll ausgebildet ist, der Zellmembran dicht an und nun kann man sehr häufig eine Erscheinung beobachten, die mir in bezug auf die Mechanik der Zellteilung von Interesse zu sein scheint. Die Zellmembran ist nämlich an den Stellen, an welchen der Centralkörper ihr anliegt, gegen das Innere der Zelle deutlich eingezogen (Taf. I, Fig. 8). Dieses Bild ist wohl nicht anders zu erklären, als daß die Kontraktion der Spindelfasern in dem Moment, bevor die Chromosomen sich trennen, einen Zug auf die Centralkörper ausübt und dadurch die Zellmembran, an der die Centralkörper demnach festgeheftet sein müssen, an diesem Punkt gegen die Mitte der Zelle einzieht. Diese Bilder scheinen mir beweisend einerseits für die Zugfunktion der Spindelfaser, die von einigen Autoren (z. B. Gurwitsch, 1904) immer

noch geleugnet wird, andererseits für die Fixation der Centralkörper an der Membran, gegen die sich Drüner (1895) ausspricht, wenigstens für diese Fälle, in welchen der Centralkörper direkt an der Membran liegt. Sie machen es aber auch wahrscheinlich, daß in den übrigen Fällen, in welchen Polstrahlen gebildet werden, diese die Fixierung des Centralkörpers an der Membran zu bewirken haben, wobei es begreiflicherweise nicht zu einer Einziehung derselben kommen kann, da die Strahlen an einem großen Teil der Oberfläche gleichmäßig angreifen. Immerhin kann die Ausbuchtung der Zelle an der betreffenden Stelle, die Drüner als Beweis für seine Ansicht anführt, trotzdem daneben vorkommen, ohne der hier vorgetragenen zu widersprechen. Man braucht nur anzunehmen, daß zwar zuerst die Centralkörper durch eine Verlängerung der Centralspindel auseinandergetrieben werden, bis sie ihre Ruhelage erreicht und sich durch Polstrahlen oder direkt an der Zellmembran befestigt haben, dann aber die Kontraktion der Mantelfasern erfolgt und, solange die Chromosomen nicht nachgeben, der Befestigungspunkt gegen diese bewegt werden muß. So erklärt sich auch zwanglos, warum nicht alle Spindelfiguren dieses Bild zeigen: sie befinden sich eben in einem anderen Stadium, vor oder nach der Kontraktion und tatsächlich kann man sehen, daß dort, wo die besprochene Erscheinung auftritt, die Chromosomen gerade im Auseinanderweichen begriffen sind. Ich weise noch darauf hin, daß Gelei (1913) in seiner Fig. 5 eine Oogonienteilung von *Dendrocoelum lacteum* abbildet, in der offenbar dasselbe Phänomen, wenn auch nicht so deutlich, zu sehen ist, ohne aber im Text darauf einzugehen. Um ein Kunstprodukt kann es sich dabei sicher nicht handeln, dazu ist die Erscheinung zu regelmäßig und immer nur an diese Stadien gebunden und gerade, daß man daneben Spindeln findet, in welchen nichts davon zu sehen ist, widerlegt diesen Einwand.

Die Mitochondrienkörper werden während der Reifeteilungen nicht aufgelöst, sondern als solche auf die Spermatiden verteilt (Fig. 8, 9, 10, Taf. I). Vielleicht dient dazu ihre Vermehrung während der Wachstumsperiode. Doch muß ich schon hier erwähnen, daß bei *Planaria alpina* schon in den ganz jungen Spermatiden parallele Doppelstäbchen auftreten. Ob dies auf einer nachträglichen Teilung beruht oder sich schon während der Reifeteilung vorbereitet, weiß ich nicht. Bilder wie Fig. 10, Taf. I (die Schrägschnitte durch Teilungsspindeln darstellen) sprechen allerdings für eine Teilung der Mitochondrienkörper auch während der Reifeteilungen. Die Stäbchen sind in diesen Stadien auch bei *Planaria alpina* mehr ringförmig, wie bei *Planaria polychroa*.

Spermatiden und Ausbildung des Spermatozoons.

Nach der zweiten Reifungsteilung rücken die zusammengeballten Chromosomen ganz an den distalen Rand der sich in die Länge streckenden Tochterzellen. Diese Längsstreckung erreicht sehr verschiedene Grade, je nachdem die Zelle näher oder weiter von ihrem Cytophor gelegen ist. Dieser letztere soll nach Böhmig (1891) durch Verschmelzung der abgestoßenen Plasmareste mehrerer Spermatiden entstehen, während Weygandt der Ansicht ist, daß dieses Gebilde überhaupt nur von Schnitten durch die abgeworfenen Plasmamassen vorgetäuscht wird. Daß letzteres sicher nicht der Fall ist, davon kann man sich sehr leicht auf Ausstrichpräparaten überzeugen, wo man die Spermatiden oft in Büscheln zu 30 und mehr einer centralen Masse ansitzen sieht. Ich glaube, daß der Cytophor eine degenerierte Zelle darstellt, — man findet solche in jedem reifen Hoden — an welche sich die Spermatiden, zum Zwecke der Ernährung wahrscheinlich, ansetzen (Fig. 14, Taf. I).

Das Chromatin der Tochterzellen lockert sich auf, erfüllt, in kleine Brocken aufgelöst, einen bläschenförmigen Kern, in dem bald am distalen Ende ein Nucleolus auftaucht. Um diesen beginnt sich nun wieder das Chromatin zu verdichten und läßt dabei eine, im Schnitt sichelförmige Vacuole, die wahrscheinlich mit Kernsaft erfüllt ist, proximal entstehen (Fig. 13, Taf. I). Sobald der bläschenförmige Kern sich gebildet hat, sieht man auch schon distal von ihm am äußersten Rand der Zelle ein Centralkörperchen (Fig. 11a und 11b, Taf. I) und auf Ausstrichpräparaten, von ihm ausgehend ein kurzes dünnes Fädchen nud zwei lange feine Geißeln, die schon auf diesem Stadium bis zu ihrer definitiven Länge heranwachsen und langsame Bewegungen ausführen (Textfig. IV. Skizze einer lebenden Spermatide in physiologischer Lösung, Plasma stark gequollen).



Fig. IV.

Ein zweites Centralkörperchen habe ich in Spermatiden nie gesehen und ich vermute, daß Böhmig (1906) und Schleip, wo sie im Zelleib ein solches zu sehen glaubten, Reste des schlecht fixierten Mitochondrienkörpers vor sich gehabt haben. Ich habe manchmal an solchen Präparaten Bilder gesehen, die, wenn man die Menge der anderen nicht kennt, sehr wohl ein Idiozom mit dunklen Körperchen vortäuschen können. Daß es sich aber nicht wirklich um solche handelt, geht ganz unzweideutig aus dem Vergleich mit Präparaten, die mit differenten Plasma- und Kernfarbstoffen gefärbt sind, hervor, z. B. erscheint der Centralkörper bei Färbung mit Magenta und Bleu de Lyon in der erwähnten Lage sehr deutlich rot, während in dem blaugefärbten Plasma sonst nirgends ein solcher zu finden ist. Die Stelle des Mitochondrienkörpers erscheint hier entweder nur ungefärbt weiß, oder so mit dunkler blaugefärbtem Rand des Plasmas. — Es ist auch ziemlich unwahrscheinlich, daß der Centralkörper nach der Reifeteilung eine Wanderung um den Kern machen, sich am anderen Ende desselben teilen und dann wieder zu einem verklebt, an die frühere Stelle begeben soll. Vielmehr meine ich, daß er in der während der Reifeteilung eingenommenen Lage verbleibt und keine weiteren Veränderungen erfährt; auch eine nachträgliche Teilung und eine Anordnung der Teilstücke, wie sie Arnold, Böhmig (1906) und Luther abbilden, habe ich an meinen Objekten nie gesehen. Sehr häufig kann man schon auf diesem Stadium zwischen Centralkörper und Kern noch eine Plasmaschichte deutlich sehen (Fig. 13, Taf. I), die sich im weiteren Verlauf, ebenso wie der Kern, bedeutend in die Länge streckt und am Spermium den zwischen Chromatinfaden und Geißelansatz gelegenen Teil bildet (Fig. 17, 18, 19, 21, Taf. I).

Der Mitochondrienkörper ist in allen Stadien der Spermatiden wieder sehr schön zu sehen. Er liegt an der proximalen Seite des Kerns und zeigt wieder ungefähr dieselben Formen, wie in den Spermatocyten, nur daß er hier meist stärker gekrümmt und in späteren Stadien häufig direkt als Ring erscheint. Bei *Planaria alpina* sind meist zwei parallele Gebilde, bei *Planaria polychroa* ein wieder mehr ringförmiges vorhanden. In der jungen Spermatide rückt der Mitochondrienkörper zunächst dicht an den Kern. In Fig. 11a, Taf. I, sehen wir ihn noch mit einem Rest der Spindel vom Kern entfernt, in Fig. 11b hat er sich demselben angelegt und beginnt, ohne seine Gestalt aufzugeben, Körnchen abzuschnüren, die sich um die Kernmembran anordnen und später einen Kranz um die Kernvacuole bilden (Fig. 12, 13, 17, Taf. I). Wenn die Vacuole, wahrscheinlich indem der Kernsaft herausdiffundiert, allmählich verschwindet, bilden sie eine Hülle, die den ganzen, inzwischen birnförmig gewordenen Kern umgibt (Fig. 14 und 16, Taf. I). Diese scheint jedoch zunächst an einer

Seite besonders stark ausgebildet zu sein, wie die Fig. 14 und 15, Taf. I, zeigen. An dieser Seite stehen sie mit dem Mitochondrienkörper noch in Zusammenhang und werden offenbar von hier aus vermehrt. Später rückt dieser wieder mehr in das Innere der Zelle und scheint von nun an keinen Anteil mehr an der Ausbildung des Sperminms zu nehmen (Fig. 16, Taf. I), sondern mit der übrigen Plasmamasse abgestoßen zu werden. Eine Substanzverminderung konnte ich dabei an ihm nicht bemerken, doch glaube ich, daß er während dieses ganzen Prozesses durch selbständige Assimilation immer wieder heranwächst, und bringe mit diesem Vorgang einen zu dieser Zeit immer auftretenden etwas heller (in der Farbe der Mitochondrien) gefärbten runden Fleck, an der konkaven Seite der Stäbchen in Verbindung (Fig. 16 und 17, Taf. I). Die Körnchenhülle umgibt den auswachsenden Chromatinfaden ganz dicht, so daß sie später nicht mehr deutlich wahrzunehmen ist; doch kann man sie immer noch eine Zeitlang unterscheiden, besonders, wenn sie, wie in Fig. 16, Taf. I, stellenweise etwas vom Kern abgehoben ist.

Jetzt, nachdem wir die Entwicklung dieser Gebilde durch die ganze Spermatogenese verfolgt haben, möchte ich die Gründe anführen, die für ihre Identifizierung mit dem Mitochondrial-Apparat höherer Tiere sprechen: 1) Ihr Verhalten den verschiedenen Fixierungs- und Färbungsmethoden gegenüber, welches bekanntlich für die Mitochondrien sehr charakteristisch ist. Sie ließen sich darstellen mit den spezifischen Methoden von Benda (hier in der spezifischen violetten Farbe, mit der sich allerdings auch das Centrosom tingierte) und Régaud, mit Eisenhämatoxylin und der Flemmingschen Dreifachfärbung nach allen Osmiumgemischen (da aber sehr häufig gequollen); dagegen nicht, oder nur sehr undeutlich und teilweise, nach Sublimat-Fixierung sowie bei Färbung mit Delafieldschem Hämatoxylin und speziellen Plasma- und Kernfarbstoffen, wie Bleu de Lyon und Magenta oder Carmin. In letzterem Fall traten, wie schon erwähnt, bei geeigneter Fixierung an ihrer Statt ungefärbte Stellen auf, die wahrscheinlich der Vacuole entsprechen, die Hammerschmidt an den Spermatiden abbildet. 2) Ihre Morphologie und ihr ganzes Verhalten während der Samenreifung, welches Meves (1900) und Duesberg (1908) als sicherstes Kriterium des Mitochondrial-Apparates anführen: Zuerst Körnchen und kleine Stäbchen, die sich zu kompakteren Körpern — »Nebenkern« von v. La Valette St. George (1867), Mitochondrienkörper von Meves — zusammenschließen und endlich wieder als Körner eine Hülle um einen Teil des Sperminms bilden können, jedenfalls aber als konstanter Bestandteil in das fertige Spermium eingehen. Allerdings um-

geben sie bei den Vertebraten und Insekten das sogenannte »Verbindungsstück«[1]), bei Evertebraten jedoch finden sie sich in sehr verschiedener Lage im Spermium und wenn man die Zusammenstellung DUESBERGS überblickt, so kann man in dieser Hinsicht drei Typen unterscheiden: 1) Mitochondrien im Kopf, 2) hinter demselben in Form von vier bis sechs Kugeln den Ursprung des Achsenfadens umgebend, 3) im Verbindungsstück, zwischen welchen sich auch Übergänge finden und in welchen sich vielleicht, wie überhaupt in der Ausbildung der Spermien der verschiedenen Tiergruppen, wenn das Material einmal reichlicher vorhanden sein wird, phylogenetische Zusammenhänge werden erkennen lassen. Jedenfalls kann bei unserer Form die Lage dieser Gebilde in den Spermatiden und ihre Anordnung als Hülle des mit dem »Kopf« anderer Spermien homologen Chromatinfadens nicht gegen ihre mitochondriale Natur sprechen.

Ich habe diese Gründe deshalb so ausführlich auseinandergesetzt, weil die Mitochondrien in den spermatogenetischen Arbeiten über Tubellarien außer bei WEYGANDT (und hier wahrscheinlich nicht in ihrer ganzen Ausbildung, wie auch DUESBERG [1911] meint), bisher nicht untersucht wurden und weil BLOCH, die sie jüngst in verschiedenen Zellen von *Dendrocoelum* beschrieb, die übereinstimmenden Bilder anders deutet, indem sie nur die Körnchen um den Kern als Mitochondrien gelten lassen will, während die großen Stäbchen, obwohl sie sich auch bei ihr färberisch gleich verhalten, einen GOLGI-KOPPschen Apparat repräsentieren sollen. Gründe für diese Meinung führt sie nicht an, stellt sie auch nicht als ganz sicher auf. Ich glaube dagegen, daß meine Ansicht durch die oben angeführten Gründe genügend gestützt scheint. Auffallend bleibt nur, daß der Mitochondrienkörper nicht ganz in der Bildung der Körnchen aufgeht, sondern, wieder homogen geworden, im Plasma verbleibt. Indessen könnte das, wie manches andere an diesen Spermien, vielleicht einem primitiveren Verhalten entsprechen.

Die fertigen Spermatozoen.

Wenn der Chromatinfaden sich ganz in die Länge gezogen hat, verläßt das fertige Spermium die Plasmamasse, (mit der es schon vorher keine sehr feste Verbindung haben muß, denn man findet häufig noch nicht gestreckte Spermien isoliert, Fig. 18, Taf. I) aber nicht, indem es die Zelle durchbohrt (ARNOLD), sondern indem sich der Faden einfach distalwärts aus der Zelle herauszieht: daß dabei nicht, wie HAMMERSCHMIDT angibt, das

[1]) Ich halte mich hier an die Nomenklatur WALDEYERS (1906).

ganze Plasma in die Bildung des Spermiums eingeht, ist schon wiederholt berichtet worden. Das fertige Spermium besteht, wie schon von Ballowitz und Hammerschmidt festgestellt wurde, aus einem dünnen Faden, der in einiger Entfernung von seinem einen Ende zwei sehr feine Geißeln trägt. Die Länge des Fadens beträgt bei *Planaria alpina* 145—175 μ bei ungefähr $^1/_2$ μ Dicke in der Mitte, die der Geißeln 65 μ. (Länge und Dicke der Spermienkörper und Geißeln sind bei den einzelnen Arten sehr verschieden.) Weiter habe ich an den Spermien, sowohl an lebenden als mit Eisenhämatoxylin gefärbten, mit Sicherheit ein Centralkörperchen an der Ursprungsstelle der Geißeln nachweisen können (Fig. 18 und 21, Taf. I). Ein zweites habe ich auch hier nie gesehen. Vom Centralkörper geht nach der einen Seite ein sehr dünner an Giemsa-Präparaten, wie die Geißeln, blau gefärbter, fein zugespitzter Faden ab, ich will ihn als »Endstück« bezeichnen. Nach der anderen Seite schließt sich ein ebenfalls blaugefärbter, sich allmählich verbreiternder Teil, »Plasmafaden«, an, der weiter in den blaurotgefärbten, langen »Hauptfaden« übergeht. Dieser endet spitz, ohne daß irgend ein Acrosom, wie Arnold angibt, zu sehen wäre. Häufig sieht man an ihm noch einen etwas stärker gefärbten Faden, der ihn in Spiralwindungen umgibt (Fig. 19 und 20, Taf. I). Über die Natur dieses Fadens bin ich mir nicht klar, während die andern Teile durch die Spermatogenese genügend erklärt sind. Der Hauptfaden stellt, wie wir gesehen haben, das Chromatin mit Mitochondrienhülle dar, ob sonst noch Plasma an seiner Umhüllung beteiligt ist, konnte ich nicht feststellen. Was aber bedeutet die Spirale? Aus Mitochondrien kann sie nicht gebildet werden, denn diese ließen sich mit der Giemsa-Methode in Spermatiden nicht darstellen. Dem Chromatinfaden Hammerschmidts kann sie auch nicht entsprechen, denn sie ist zu dünn und der übrige Faden im Verhältnis dazu zu dick, als daß sie allein den gesamten Chromatinbestand darstellte; auch habe ich keinen Farbenunterschied zwischen ihnen wahrnehmen können. Am ehesten halte ich es noch für möglich, daß sich innerhalb des Chromatins ein Faden als besonders kontraktil differenziert. Dies wird noch dadurch wahrscheinlicher gemacht, daß ich ihn nur in manchen Präparaten und dann bei sehr vielen Spermien fand, die wahrscheinlich schon am Beginn der Maceration standen, wobei der Faden zu der erwähnten Spirale zusammenschnurrte. Vielleicht auch entspricht er der »Skelettfaser« Koltzoffs und seine plasmatische Färbung kommt nur nicht zum Ausdruck; doch habe ich ihn an Spermatiden, in welchen das Plasma sich sehr scharf blau von dem roten Kern (Giemsa-Färbung oder Bleu de Lyon und Carmin) abhob, nie auch nur angedeutet gefunden.

Versuchen wir nun, diese Spermienform mit derjenigen höherer Tiere zu vergleichen, so muß ich gleich sagen, daß es mir nicht möglich erscheint, die einzelnen Teile derselben miteinander zu homologisieren, wie dies besonders Hammerschmidt tut. Der Hauptfaden ist wohl dem »Kopf« homolog, aber schon für den nächsten Abschnitt, den Plasmafaden, findet sich kein Homologon, wenigstens nicht, wenn wir kein zweites, vorderes Centrosom annehmen, für welches meinerseits gar keine, von seiten anderer Autoren nur sehr unsichere Beobachtungen sprechen. Ebenso unzutreffend erscheint es mir, die übrigen Bestandteile des Spermiums, nämlich Centrosom, Endstück und Geißeln zusammen, ohne weiteres dem »Schwanz« der Wirbeltierspermien gleichzusetzen. Nach Waldeyer (1906) können wir an diesem drei Teile unterscheiden: »Verbindungsstück« (zwischen den beiden Teilen des hinteren Centrosoms), »Hauptstück« (daran anschließender Teil aus Achsenfaden und dessen Hülle bestehend) und »Endstück« (der Achsenfaden allein), die alle vom Achsenfaden durchzogen sind. Von diesen Teilen können wir an den Tricladenspermien nichts finden, als vielleicht das Endstück, denn der von mir so bezeichnete Teil des Spermiums geht, wie wir gesehen haben, von dem Centralkörper aus. Als Verbindungsstück könnten wir hier doch höchstens den letzteren selbst auffassen und das auch nur unter der Voraussetzung, daß er wirklich nur dem hinteren entspräche, der dann hier nicht geteilt wäre. — wohl eine sehr schwerfällige und künstliche Homologisierung. Die Geißeln aber, die von dieser Stelle in senkrechter Richtung zum Hauptfaden hervorwachsen, mit der undulierenden Membran oder den »Nebenfäden« mancher Spermienschwänze direkt gleich zu setzen, ist meines Erachtens auch eine sehr gezwungene Annahme, gemacht zu dem Zwecke, diese Spermien in das allgemeine, von den Wirbeltieren hergeleitete Schema hineinzupressen. In dieses Schema aber passen die Spermien der Tricladen nicht und werden wohl auch noch viele andere Spermien niederer Tiere nicht passen. Und das ist viel begreiflicher, als es das Gegenteil wäre. Auch die Spermien haben, wie alle anderen Organe des Tierkörpers, eine phylogenetische Entwicklung durchgemacht und die uns hier vorliegenden zeigen eben noch einen sehr primitiven Charakter, nicht einen abgeleiteten, wie Retzius (1906) meint. Das geht schon aus ihrer großen Ähnlichkeit mit pflanzlichen Spermatozoiden hervor, worauf schon Ballowitz hingewiesen hat, wobei er aber noch nicht einmal die Übereinstimmung in der Anordnung der chromatischen und plasmatischen Bestandteile kannte. Ich gebe zum Vergleich in Fig. 22, Taf. I eine Abbildung des Spermatozoids von *Chara* nach Belajeff (1894) wieder. Die Übereinstimmung im Bau dieser und der Tricladenspermien ist geradezu

frappierend: der blaugefärbte (Färbung mit Jodgrün-Fuchsin) Hauptteil geht aus dem Kern hervor und zeigt eine rotgefärbte körnige »plasmatische Einfassung, welche bei den ganz reifen Spermien kaum noch zu bemerken ist«. Beide Enden sind von Plasmafäden gebildet, an einem derselben sitzen seitlich zwei feine plasmatische Geißeln. Daran stimmt für Tricladen nur das eine plasmatische Ende nicht, denn wir sahen den Hauptfaden hier direkt in eine Spitze übergehen. Leider sind die Spermien anderer niedriger Tiergruppen noch sehr wenig untersucht. Die von Retzius (1904 u. 05) abgebildeten Spermien von Scyphozoen und Actinozoen scheinen wohl keinerlei Verwandtschaft mit den hier behandelten zu haben; doch war dies nach ihrer systematischen Stellung auch nicht zu erwarten. Interessanter wären in dieser Hinsicht die Ctenophoren, über deren Samenzellen ich keine Angaben fand; doch könnten auch sehr differente Spermien derselben nicht gegen den primitiven Charakter der Tricladenspermien sprechen, da die direkte Ableitung der Turbellarien von den Ctenophoren (Lang, 1913) zum mindesten noch sehr zweifelhaft ist. Wie sich die anderen Gruppen der Turbellarien selbst in bezug auf ihre Spermien zueinander verhalten, ist schwer zu entscheiden, weil, wie anfangs gesagt, zu wenig sicheres Material hierüber vorliegt. Von Polycladenspermien fand ich nur die von *Prostheceraeus* (Retzius, 1906 u. 09 und Koltzoff, 1909) beschrieben, die demselben Typus wie die der Tricladen angehören. Vielleicht lassen sich von diesem alle übrigen ableiten, wie Koltzoff für die »gesäumten« Spermien von *Monotus*, *Aphanostoma* und *Macrorynchus*, die in der Entwicklung ein Stadium mit zwei freien Geißeln durchlaufen, wahrscheinlich gemacht hat. Es wären dann die Spermien ein Merkmal mehr dafür, daß die Rhabdocoelen und Acoelen, den Polycladen und Tricladen gegenüber abgeleitetere Formen repräsentieren. Der Versuch, auch die Trematoden, die Lang von den Tricladen ableitet, in diesen Betrachtungskreis hineinzuziehen, scheitert wieder an dem Mangel genügender, ausführlicher Untersuchungen; nach dem wenigen, was ich hierüber bei Retzius (1909) und in einer kürzlich erschienenen Arbeit von Lindner (1914) fand, konnte ich mir kein Urteil bilden.

Zusammenfassung.

Der Hoden der Tricladen entsteht durch Aneinanderlegen von Zellen aus dem Mesenchym, den sogenannten »Stammzellen«, und vergrößert sich teils durch Teilung dieser zu Spermatogonien gewordenen Zellen, teils durch Anlagerung neuer. Ein besonderes kernhaltiges Epithel ist an ihm nicht nachzuweisen.

In den Spermatocyten bereitet sich die Reduktion der Chromosomen

durch Längskonjugation von je zwei dünnen Chromosomenschleifen zu einer dicken vor, die dann die charakteristischen Figuren der I. heterotypischen Reifungsteilung bilden. Diese ist die Reduktionsteilung.

An den Reifeteilungen kann man eine Einziehung der Zellmembran an den Stellen, an welchen das Centrosom ihr anliegt, wahrnehmen, die für die Zugfunktion der Spindelfasern einerseits, und für die Befestigung der Centralkörper an der Zellmembran andererseits spricht.

Die Mitochondrien treten in den jungen Spermatocyten in Form von kleinen Körnchen und Stäbchen auf, die sich bald zu einem Mitochondrienkörper verdichten, der sich wahrscheinlich mehrmals teilt und durch die Reifeteilungen, ohne aufgelöst zu werden, in die Spermatiden übergeht. Hier lockert er sich auf und liefert einen Körnchenkranz um die durch die Verdichtung des Chromatins entstandene Kernvacuole. Der Körnchenkranz legt sich nach Schwinden der Vacuole dem sich zum Chromatinfaden streckenden Kern als Hülle dicht an, während der Mitochondrienkörper, der wieder homogen geworden ist, mit dem Rest des Plasmas abgestoßen wird.

Das Centralkörperchen verbleibt nach der zweiten Reifeteilung an seiner Stelle an dem distalen Ende der Zelle und noch auf dem Stadium des Bläschenkerns gehen von ihm aus ein kurzes Fädchen »Endstück« und zwei lange Geißeln ab. Ein zweiter Centralkörper wurde nie beobachtet. Der Centralkörper liegt dem Kern nicht direkt an, sondern ist von ihm durch eine Plasmaschichte getrennt, die später ebenfalls zu einem Faden auswächst und am reifen Spermium deutlich hervortritt. Centralkörper und Mitochondrial-Apparat lassen sich an Spermatiden, ersterer auch an den fertigen Spermien, sehr deutlich auch am lebenden Objekt beobachten.

Das fertige Spermatozoon besteht aus einem Chromatinfaden mit Mitochondrien-Hülle, an dem häufig ein noch unaufgeklärter Spiralfaden zu beobachten ist, einem sich daran schließenden Plasmafaden und dem Centralkörper, von dem ein sehr feines spitzes »Endstück« und zwei feine, lange Geißeln ausgehen. Die einzelnen Teile lassen sich nicht ohne weiteres mit denjenigen der typischen Spermien homologisieren. Doch stellen die Tricladenspermien wahrscheinlich keinen abgeleiteten, sondern, im Gegenteil, einen sehr primitiven Spermientypus dar, der größere Ähnlichkeit mit den Spermatozoiden mancher Algen, als mit den Vertebratenspermien hat.

Literatur.

Arnold, G. 1909. The Prophase in the Ovigenesis and the Spermatogenesis of Planaria lact. Arch. f. Zellf. Bd. III.

Ballowitz, E. 1907. Über den feineren Bau der Spermien der Turbellarien. Verh. d. Anat. Ges. 21. Vers. Anat. Anz. Bd. 30. Ergänzungsheft.

Ballowitz, E. 1908. Über den feineren Bau der eigenartigen, aus drei freien dimorphen Fasern bestehenden Spermien der Turbellarien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.

Belajeff, W. 1894. Über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora. Bd. 79.

Bloch, R. 1913. Materialien zur Histologie und Cytologie der Süßwassertricladen. Bull. de l'Acad. de Sc. d. Cracovia, Séries B: Sc. Naturelles.

Böhmig, L. 1891. Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. II. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 51.

Böhmig, L. 1906. Tricladenstudien I. Tricl. maric. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 81.

Böhmig, L. 1908. Bemerkungen, den Bau und die Entwicklung der Spermien von Plagiostoma Girardi betreffend. Zool. Anz. Bd. 33.

Böhmig, L. 1908. Zur Spermiogenese von Procerodes Gerlachi, n. sp. Arch. d. Biol. Vol. 23.

Chichkoff, G. 1892. Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce. Arch. d. Biol. Vol. 12.

Drüner, L. 1895. Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jenaische Zeitschr. Bd. 29. N. F. 22.

Duesberg, J. 1908. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. An. Bd. 71.

Duesberg, J. 1911. Plastosomen, Apparato reticolare und Chromidialapparat. Ergebn. v. Merkel-Bonnet. Bd. 20.

Gelei, J. 1913. Oogenese von Dendrocoelum lact. Arch. f. Zellf. Bd. XI.

Graff, L. v. 1882. Monographie der Turbellarien I Rhabdocoelida. Leipzig.

Graff, L. v. 1899. Monographie der Turbellarien II Tricladida Terricola. Leipzig.

Gurwitsch, A. 1904. Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Hammerschmidt, J. 1908. Über den feineren Bau und die Entwicklung der Spermien von Planaria lact. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 91.

Hofsten, N. v. 1909. Über die frühzeitige Besamung der Eizellen von Otomesostoma audit. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Turbellarienspermien. Zool. Anz. Bd. 34.

Jensen, O. S. 1879. Struktur der Samenfäden. Bergen.

Jensen, O. S. 1883. Recherches sur la Spermiogenèse. Arch. d. Biol. Vol. IV.

Jijima, J. 1884. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 40.

Koltzoff, N. K. 1909. Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. Arch. f. Zellf. Bd. II.

Lang, A. 1913. Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere III. 1. Jena.

La Valette St. George, v. 1867. Über die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3.

Lindner, E. 1914. Über die Spermatogenese von Schistosomum haematobium. Arch. f. Zellf. Bd. XII. 4. Heft.

Luther, A. 1904. Die Eumestominen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 77.
Meves, F. 1900. Über den von v. La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. An. Bd. 56.
Micoletzky, H. 1907. Zur Kenntnis des Nerven und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen nebst anderen Beiträgen zur Anatomie von Planaria alpina. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 87.
Rappeport, Th. 1914. Die Spermatogenese von Planaria alpina. Zool. Anz. Bd. 43.
Repiachoff, W. 1893. Zur Spermatologie der Turbellarien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 56.
Retzius, G. 1904. Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. I. Biol. Untersuchungen. Bd. XI.
Retzius, G. 1905. Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. II. Biol. Untersuchungen. Bd. XII.
Retzius, G. 1906. Die Spermien der Turb. Biol. Untersuchg. Bd. XIII.
Retzius, G. 1909. Die Spermien der Cestod. u. Trematod. Biol. Untersuchg. Bd. XIV.
Retzius, G. 1910. Die Spermien der Turbell. Biol. Untersuchg. Bd. XV.
Schleip, W. 1907. Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Bd. 24 (Anat.).
Stevens, N. M., 1904. On the germ cells and the embryology of Planaria simplicissima. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. 56.
Vejdovsky, F. 1895. Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien II. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 60.
Waldeyer, W. 1906. Die Geschlechtszellen, in O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena.
Weygandt, C. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Plagiostoma Girardi. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 88.
Zacharias, O. 1886. Ergebnisse einer zoologischen Exkursion in das Glatzer-, Iser- und Riesengebirge. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 43.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Alle Figuren (ausgenommen 22) sind mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates mit dem Objektiv Achromat 1/12a und Kompensationsokular 8 (von Leitz) gezeichnet, die Fig. 5, 7, 8, 11a, 13, 17, 18 und 20 in der Höhe des Objekttisches. Vergrößerung etwa 1400, die übrigen in der Höhe des Arbeitstisches, Vergrößerung etwa 1800.

Fig. 1. Stück eines reifen Hodenfollikels von *Dendrocoelum lact.*, die Wand und tunica propria an einer Stelle zerrissen. Sublimat, Eisenhämatoxylin.

Fig. 2—9. Von *Planaria alpina*.

Fig. 2. Spermatogonie, Ausbildung der Chromosomen. Subl. Eisenhäm.

Fig. 3. Stück einer jungen Hodenanlage, in der Mitte eine Spermatogonienteilung, St.1 und St.2 = »Stammzellen«. Subl. Eisenhäm.

Fig. 4—7. Spermatocyten. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 4. Junge Spermatocyte.

Fig. 5. Spermatocyte mit einem zweigeteilten Mitochondrienkörper (*M.*) und Idiozom (*Sph.*).

Fig. 6. Spermatocyte mit einem zweigeteilten Mitochondrienkörper.

Fig. 7. Spermatocyte mit zwei zweigeteilten Mitochondrienkörpern.

Fig. 8—10. Reifungsteilungen.

Fig. 8. Spindel mit eingezogener Zellmembran. HERMANN, Eisenhäm.

Fig. 9. Spindel mit drei Mitochondrienkörpern, BENDA.

Fig. 10. Schrägschnitte durch Zellen mit Chromosomen der ersten Reifungsteilung und Mitochondrienkörpern, von *Planaria polychroa*. BENDA.

Fig. 11—17. Spermatiden.

Fig. 11. Junge Stadien mit bläschenförmigem Kern. a) von *Plan. alp.* HERMANN, Eisenhäm. b) von *Plan. polychr.*, Beginn der Körnchenbildung aus dem Mitochondrienkörper. BENDA.

Fig. 12. Mit homogenem Kern, Kernvacuole und Mitochondrienkranz, *Pl. polychr.* BENDA.

Fig. 13. Der Kern wird birnförmig, *Plan. alp.* HERMANN, Eisenhäm.

Fig. 14. Die Kernvacuole verschwunden, Mitochondrien dem Kern dicht anliegend, auf der einen Seite in Verbindung mit dem Mitochondrienkörper. Cyt. = Cytophor. Daneben eine Spermatocyte im Umriß, zum Vergleich der Größen. *Plan. polychr.* BENDA.

Fig. 15. Querschnitt durch ein solches Stadium. *Plan. polychr.* BENDA.

Fig. 16. Mitochondrien abgerückt, Mitochondrienhülle um den Kern an einer Stelle etwas abgehoben. *Plan. polychr.* BENDA.

Fig. 17. Kern gestreckt. K. = Mitochondrienkranz. *Plan. alp.* HERMANN, Eisenhäm.

Fig. 18—21. Spermatozoen.

Fig. 18. Von *Plan. alp.*, noch nicht ganz gestreckt, Geißeln nicht ganz gezeichnet, Ausstrich, fixiert über Osmiumdämpfen, gefärbt mit Eisenhäm.

Fig. 19. Fertiges Spermium von *Polycelis nigra*, Spiralfaden stellenweise zu sehen. Geißeln nicht ganz gezeichnet. Giemsa (feucht)[1].

Fig. 20. Stück eines Spermiums mit deutlichem Spiralfaden. *Plan. alp.* Giemsa (feucht).

Fig. 21. Hinterer Teil eines Spermiums mit Geißeln. *Plan. alp.*, Ausstrich fix. über Osm.-Dämpfen, gef. mit Eisenhäm.

Fig. 22. Spermatozoid von *Chara* nach einer Abbildung von BELAJEFF. (Das Chromatin blau, Plasma rot[1].)

---

1) Die Farben konnten in der Reproduktion nicht nach dem Original wiedergegeben werden.

Die Spermatogenese von Deilephila euphorbiae L.

Von

Johann Erwin Buder
aus Ebersbach i. S.

Mit Tafeln II—V.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Im Jahre 1911 begann ich in dem zoologischen Institute der Universität Leipzig mit einer Untersuchung der Spermatogonese der Lepidopteren. Meine Absicht war, mit Hilfe der Kenntnis der Spermatogenese der Grundarten auch die Spermatogenese ihrer Bastarde zu untersuchen, um ev. auf diesem Wege der Ursache der Sterilität und der Vererbung besonderer väterlicher und mütterlicher Merkmale der Lepidopterenbastarde nahe zu kommen. Hat sich doch gerade in der letzten Zeit immer mehr und mehr die Überzeugung Bahn gebrochen, daß die Vererbungssubstanz vor allen Dingen in den Chromosomen lokalisiert sei, und daß man aus den Evolutionen der Chromosomen gewisse Erscheinungen der Vererbung zu erklären vermöge. Diese Hypothese, der allerdings die Mendelianer, die auf der Basis des Experimentes arbeiten, um die Vererbungserscheinungen zu erklären, jede Möglichkeit, zum Ziele zu gelangen, absprechen, hat seit einer Reihe von Jahren die Anregung zu umfangreichen Untersuchungen über die Spermatogenese der verschiedensten Tierarten gegeben. Am besten eignen sich zu solchen Untersuchungen die Sexualzellen der Insekten. Ihre Chromosomen zeichnen sich nach übereinstimmenden Mitteilungen der einzelnen Forscher durch scharf umschriebene Umrisse aus. Sie erscheinen in allen Stadien der Entwicklung klar und deutlich und gestatten, die Art ihres Baues, ihre Zahl, ihre Entwicklung und Umgestaltung mit Sicherheit festzustellen. Vor allem sind es die Orthopteren und Hemipteren, die mit ihren großen, scharf unterschiedenen und vor allem in nicht zu großer Zahl vorhandenen Chromosomen vorzügliche Objekte zu solchen Untersuchungen abgeben. Die Spermatogenese der Schmetterlinge hat bei weitem nicht so wie die der genannten Insektenordnungen das Interesse der Forscher zu erwecken vermocht. Die Ursache ist nicht begründet in einem Mangel an Material; hier müßte man gerade das Gegenteil erwarten. Sie dürfte wohl darin zu finden sein, daß die durchgängig sehr zahlreichen Chromosomen, die einmal sehr klein sind und dazu auch keine unterscheidende, charakteristische Form haben, für die Lösung der verschiedenen zytologischen Probleme kein günstiges Material darbieten. Diese Tatsache erklärt zur Genüge das geringe Interesse der Naturforscher für dieses Objekt und läßt die wenigen Veröffentlichungen (wenigstens bis zum Beginne meiner Untersuchungen 1911), die über die Spermatogenese der Schmetterlinge vorhanden sind, erklärlich erscheinen. Vor allem fehlt eine, die gesamte Spermatogenese einer

Grundart umfassende Darstellung. Zwar hat MUNSON (1906) eine umfangreiche Beschreibung der Spermatogenese von *Papilio rutulus* gegeben. Vielfach kommt er aber zu recht eigenartigen Resultaten, die wesentlich von den Befunden an anderen Lepidopteren abweichen. Verf. dieser Arbeit glaubt, vorläufig von einer Untersuchung der Spermatogenese der Lepidopterenbastarde absehen zu dürfen. Er hält es für angebracht, die gesamte Spermatogenese einer Spezies eingehend zu behandeln und auch auf einige im Zusammenhang damit gegebene Fragen einzugehen.

Da einmal insbesondere die Untersuchung über die Samenbildung der Sphingiden recht spärlich ist, dann aber gerade diese zur Kreuzung sich besonders eignen, wählte der Verf. als Untersuchungsobjekte die beiden nahe verwandten Sphingiden *Deilephila euphorbiae* und *Deil. galii.* Es sei hier sogleich erwähnt, daß die Untersuchungen in der Hauptsache an *D. euph.* vorgenommen wurden. Die Untersuchungen, die schon Ende Februar 1913 zum Abschluß gelangt waren, konnten besonderer Umstände wegen erst jetzt zur Veröffentlichung kommen.

Kurze Literaturübersicht.

Die Untersuchungen der Spermatogenese der Lepidopteren beginnen mit den Arbeiten von CARNOY (1884), SPICHARDT (1886) CHOLODKOWSKY (1880, 1884), VERSON (1889, 1896), PLATNER (1886, 1889), HENKING (1890, 1891) und VON LA VALETTE ST. GEORGE (1897). Diese Forscher beschäftigen sich hauptsächlich mit dem Ursprunge der Geschlechtszellen und der Bildung der Spermatozoen, behandeln also die Spermatogenese nur zum Teil. Auch haben sie bei ihren Untersuchungen das Hauptaugenmerk weniger der chromatischen als vielmehr der achromatischen Struktur zugewendet. Im wesentlichen kommt ihren Arbeiten nur historischer Wert zu.

Diese Forscher konnten ihr Material noch nicht mit den gerade in den letzten Jahren überaus verfeinerten Untersuchungsmethoden und technischen Hilfsmitteln in Angriff nehmen, die erst geeignet sind, den gewünschten Einblick zu schaffen. Auch fehlte ihnen bei ihren Untersuchungen die Anregung durch die später ausgebauten, vererbungstheoretischen Erwägungen, die erst geeignet sind, einer spermatogenetischen Untersuchung einen bestimmten Weg zu zeigen. Erst TOYAMA (1894), MUNSON (1906), DEDERER (1907), MARG. COOK (1910), DONCASTER (1911, 1912) und FEDERLEY (1913) haben von dem neueren Standpunkt aus die Spermatogenese der Lepidopteren in Angriff genommen. Sie behandeln im wesentlichen nur die chromatischen Strukturen, bis auf MUNSON, der hauptsächlich auch die achromatischen beschreibt.

Erwähnen möchte ich noch die Arbeiten von Meves (1897, 1900, 1903), Voinov (1903), Grünberg (1903), Stevens (1905), Roepke (1909), Zick (1911), Kopeć (1912) und Seiler (1913), die Sonder- und Nebenfragen der Spermatogenese der Lepidopteren behandeln. Von den Arbeiten dieser Forscher sind ganz besonders die sorgfältigen Untersuchungen von Meves zu erwähnen, dessen Beschreibungen und Zeichnungen sicher zu den besten zu rechnen sind. Ich sehe hier davon ab, auf den Inhalt der einzelnen Arbeiten einzugehen. Ich werde Gelegenheit nehmen, während der Ausführung mehr oder weniger eingehend darauf zurückzukommen.

Material und Technik.

Das für die eigentliche spermatogenetische Untersuchung hauptsächlich in Betracht kommende Hodenmaterial wurde den Puppen ungefähr einen Monat vor dem Ausschlüpfen entnommen. Dies geschah durch Abschneiden der ventralen Seite des Abdomens. Nach Abheben der imaginalen Darmanlage und Auseinanderschieben der unter dieser liegenden Fettkörper fand sich leicht in Höhe des fünften Abdominalsegmentes der bei beiden untersuchten Arten weißlichgrau bis grünweißlich schimmernde, mit Tracheen reich versehene Hoden. Die Präparation der Hoden von Raupen im 4. und 5. Larvenstadium erfolgte nach Betäubung mit Kohlensäure, teilweise auch mit Chloroform durch einen feinen Einschnitt in die Dorsalseite der Haut in Höhe des 5. Abdominalsegmentes. Infolge des durch die stark ausgebildeten inneren Organe herrschenden Druckes treten die Hoden, die unmittelbar unter der Haut und Muskelschicht als paarige Gebilde zu Seiten des Darmes liegen, aus dem Einschnitt heraus und können leicht abpräpariert werden. Raupen der ersten bis dritten Larvenperiode wurden in toto konserviert, Kopf und Abdomen abgeschnitten, um der Konservierungsflüssigkeit ein besseres Eindringen zu ermöglichen. Hoden aus Raupen dieser ersten Stadien zu präparieren, war sehr schwierig. Einmal sind die Hoden auf diesem Stadium sehr klein, dann auch in ihrer Färbung dem umgebenden Muskelgewebe völlig gleich und schließlich auch noch so darin eingelagert, daß sie nicht aus dem Einschnitt heraustreten.

Die Hoden wurden sofort nach dem Herauspräparieren in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Da es darauf ankam, sowohl die chromatischen, als auch achromatischen Zellstrukturen gut fixiert zu erhalten, wurden verschiedene Fixierungsgemische in Anwendung gebracht. Als für einzelne Zwecke geeignet erwiesen sich die starke Chrom-Essig-Osmiumsäure-Mischung nach Flemming, die außer dem Plasma vor allem die Chromosomen gut fixierte. Weiterhin ergab die vom Rathsche Pikrin-

osmium-Platinchlorid-Essigsäuremischung teils ohne, teils mit nachfolgender ungefähr halbtägiger Behandlung mit unreinem Holzessig recht gute Fixierung. Vor allem treten bei dieser Fixierung die Mitochondrien gut hervor. Ebenso erwies sich auch die HERMANNsche Platinchlorid-Osmiumsäure-Eisessigmischung als recht geeignet. Eigenartig für dieses HERMANNsche und auch für das VOM RATHsche Gemisch ist die Tatsache, daß die damit fixierten Objekte auch ohne Färbung die einzelnen Zellelemente bis zu einem gewissen Grade erkennen lassen und daß sie beim Färben nur langsam die Farbe annehmen. Mit ausgezeichnetem Erfolge kamen fernerhin die ZENKERsche Kaliumbichromat-Sublimat-Eisessig-Flüssigkeit und nachträglich, allerdings mit wenigstens für die achromatischen Zellstrukturen sehr mangelhaftem Erfolge, noch die von FEDERLEY benutzte Alkohol-Chloroform-Eisessigmischung nach CARNOY in Anwendung. Nachdem die Objekte genügende Zeit in der Fixierungsflüssigkeit gehalten worden waren, wurden sie durch der Fixierung entsprechende Alkoholreihen hindurch in Xylol gebracht und in 52° und 58° Paraffin eingebettet. Hierauf wurden von den Objekten hauptsächlich 5 μ und daneben auch 7,5 μ und 10 μ dicke Schnitte verfertigt, die mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, teilweise auch mit Orange-G-Nachfärbung behandelt wurden. Die auf diese Weise tingierten Präparate erwiesen sich für die Untersuchung sehr geeignet, besonders deshalb, als man einzelnen Zellstrukturen je nach Belieben mehr oder weniger starke Färbung zu geben vermag. Außer dieser Färbung kam noch mit sehr gutem Erfolge die Dreifachfärbung Safranin-Gentianaviolett-Orange G in Anwendung. Nach dieser Färbung zeigten die Chromosomen der Äquatorialplatten besonders nach Fixierung mit dem starken FLEMMINGschen Gemisch sehr klare, scharfe Umrisse, so daß ihre Größe, Zahl und Gestalt sehr gut festgestellt werden konnten. Weiter wurden noch mehrere Präparate in Hämalaun-Eosin und Safranin gefärbt. Die mit den beiden letzten Farben behandelten Schnitte dienten hauptsächlich der Kontrolle. Die Zeichnungen wurden alle bis auf Fig. 46, Tafel IV den mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin behandelten Präparaten abgenommen.

Die mikroskopische Untersuchung erfolgte mit einem Zeiß-Mikroskop mit hom. Ölimmersion $^1/_{12}$ und 1.30 Apertur, mit apochromatischem Objektiv 2 mm Apertur und den Ocularen 1, 4, 5 und den Kompensationsocularen 8 und 12 unter Zuhilfenahme einer künstlichen Lichtquelle. Die Figuren 10—74, Tafel III—V wurden bei Zeiß Apochr. 2 mm Ap. und 1.30 hom. Imm. und Ocular 5 in Tischhöhe, Objekttisch 11,5 cm über dem Zeichenblatt mit einem Leitzschen Zeichenapparat aufgenommen.

Nomenklatur.

Es ist üblich geworden, für die einzelnen Stadien der Spermatogenese die von v. La Valette St. George vorgeschlagenen Bezeichnungen anzuwenden, was auch in vorliegender Arbeit geschehen ist. v. La Val. St. George bezeichnet die Keimzellen im ersten Stadium als Urkeimzellen oder Spermatogonien. Diese entwickeln sich nach einer Reihe von Teilungen während der Vermehrungs-, Teilungs- oder Multiplikationsperiode zu den Spermatocyten, die je nach dem Fortschritt in der Reifung als Primärspermatocyten, Spermatocyten erster Ordnung oder Spermatocyten der ersten Reifungsteilung und als Sekundärspermatocyten, Spermatocyten zweiter Ordnung oder Spermatocyten der zweiten Reifungsteilung bezeichnet werden. Aus diesen Spermatocyten zweiter Ordnung gehen die Spermatiden hervor, die sich schließlich in die voll ausgebildeten reifen Spermatozoen umwandeln.

Die Keimzellen finden sich in gewisser Anzahl in einer Zellkapsel oder Cyste vereinigt. Je nach dem Stadium, auf dem sich die darin befindlichen Keimzellen befinden, hat ihnen Munson (1906) folgende Bezeichnungen, die auch in dieser Arbeit angewandt sind, gegeben:

eine Cyste mit Spermatogonien nennt er Gonocyste,
eine Cyste mit Spermatocyten nennt er Cytocyste,
eine Cyste mit Spermatiden und Spermien nennt er Spermatocyste.

A. Samenreifung.

I. Morphologische Verhältnisse der Hodenanlage und Verteilung der Geschlechtszellen im Hoden.

Die Hoden der Raupen liegen im fünften Abdominalsegment inmitten von Muskelgewebe und Fettkörpern. Sie stellen nierenförmige Gebilde dar, die zu beiden Seiten des Herzens fast dem Darme aufliegen. In den ersten Larvenstadien, also zur Zeit der ersten und zweiten Häutung ist ihre Lage eine mehr seitliche. Auf den spätern Larvenstadien rücken sie dorsal zusammen.

Schon frühzeitig sollen die Geschlechter bei den Lepidopteren differenziert sein, wie Toyama, v. La Val. St. George, Grünberg, Munson, Kopeć und Zick übereinstimmend bekunden. Allerdings ist es nicht leicht, ♂ und ♀ auf dem frühen Stadium des ausgeschlüpften Embryos zu unterscheiden, da Hoden und Ovarien in der Form der Anlage, in der Gestalt der Genitalschläuche, besonders aber in dem Aussehen der Keimelemente beider Geschlechter außerordentlich übereinstimmen. Bei Be-

stimmung des Geschlechts hält man sich vor allem an zwei Beobachtungen: Einmal soll der junge Hoden bei gleichalterigen Embryonen größer sein als das junge Ovarium. Darnach das Geschlecht der jungen *D. euph.*-Raupe zu bestimmen, führt zu einem ungewissen Resultate; denn gerade bei *D. euph.* entwickelt sich der Hoden sehr langsam, so daß kaum mit Sicherheit ein Größenunterschied der Keimorgane in den jungen, eben ausgeschlüpften Larven festzustellen ist. Sicherer kommt man dagegen durch die zweite Beobachtung zum Ziele: Der paarige Hoden ist in der Weise zu beiden Seiten des Darmes gelagert, daß die vier Follikel, aus denen sich jede Hälfte zusammensetzt, »mit ihren hinteren, verbreiterten Enden nach der lateralen Außenseite und mit den schmalen Mündungen in die Samenleiter nach der medialen, einander zugekehrten Innenseite der Drüse gerichtet sind, während sich bei den Ovarien die Sache, wenn auch nicht bei allen Lepidopteren gerade umgekehrt verhält: Die rundlichen Scheitel der Ovarialkammern liegen an der inneren, ihre Mündung in die Leitungsstränge an den äußeren Seiten der Gonaden«. Trotzdem, daß mir nicht viel Material aus diesem Stadium zur Verfügung stand, möchte ich dieser Ansicht beipflichten. Bei Gonaden eines jungen *Euph.*-Räupchens, deren schmale Follikelseiten einander zugekehrt waren, zeigten die Keimzellen, die um die noch zu beschreibende, auf diesem frühen Stadium noch unscheinbare VERSONsche Zelle liegen, nach dieser gerichtete Plasmafortsätze, ganz ähnlich denen der Spermatogonien der späteren Larvenstadien. Die Ähnlichkeit jener Keimzellen mit diesen Spermatogonien läßt den Schluß zu, daß jene Gonaden Hoden sind.

Auf späteren Stadien sind die Geschlechter deutlich unterschieden. Die Hoden sind größer als die Ovarien, die Follikel der Hoden sind rundlich bis eiförmig, während die der Ovarien sich in die Länge strecken, außerdem bleibt beim Hoden die VERSONsche Zelle inmitten eines Kranzes von jungen Spermatogonien, während sie im Ovarium durch einen von der blinden Follikelwand ausgehenden Strang aus der Masse der Oogonien an das blinde Ende, an dem sie ihre endgültige Lagerung erhält, herausgezogen wird.

Während der vierten und fünften Larvenperiode rücken die immer mehr und mehr herangewachsenen Hoden, die in ihrem Wachstum aber bei weitem nicht mit dem der ganzen Raupe Schritt halten, dorsal näher zusammen, um kurz vor oder erst am Beginne der Verpuppung auf der Rückenseite zwischen dem dorsalen Herzen und dem ventralen Darme zu einem unpaaren, kugelförmigen Gebilde zu verschmelzen. Am Beginne der Puppenruhe deutet noch ein Einschnitt das Zusammentreten der beiden Hoden zu einem unpaaren Organ an. Gegen Ende der Puppen-

zeit verschwindet er. Zugleich macht sich dabei eine eigenartige Verdrehung der Hodenfollikel um die Längsachse geltend, die während des Imaginalstadiums noch weiter fortschreitet, so daß ein Querschnitt durch einen Hoden in diesen letzten Stadien ein ganz anderes Bild gewährt als in den vorhergehenden. Im großen ganzen stimmt der Bau des Hodens von *D. euph.* in den Stadien, die ich beobachtet habe, mit den Typen überein, die CHOLODKOWSKY 1884 auf Grund umfangreicher Untersuchungen feststellen konnte:

1. Typus: der embryonale oder Grundtypus, mit zwei Hoden, deren Samenfollikel ganz getrennt sind.

2. Typus: der larvale oder Raupentypus mit zwei Hoden, deren je vier Follikel von einer gemeinschaftlichen Hülle umschlossen sind.

3. Typus: der Chrysaliden- oder Puppentypus, mit einem unpaaren Hoden, der eine äußerliche mediane Einschnürung besitzt und

4. Typus: der definitive oder Imaginaltypus mit einem unpaaren, der äußeren Einschnürung entbehrenden Hoden, innerhalb dessen die Follikel meist um die Längsachse des Hodens gewunden sind.

Es scheint nur wenig Ausnahmen von diesen vier Typen zu geben. ED. BRANDT fand bei *Hepialus humuli*, »daß die zwei Anlagen zu je vier Follikeln in der Imago als zwei getrennte Hoden persistieren, die aus vier ganz deutlich voneinander geschiedenen, rosettenförmig unter sich zusammenhängenden Schläuchen bestehen«. Und GEYER konnte (1913) an allen von ihm untersuchten Sphingidenhoden außer dem des Ligusterschwärmers feststellen, daß schon auf den jüngsten Raupenstadien die 2 × 4 Follikel zu einem unpaaren Gebilde verschmolzen sind und einer achtstrahligen Rosette gleichen, wie das auch schon SPICHARD (1886) an *Smerinthus populi* bemerkt hat. Weiter konnte FEDERLEY an *Pygaera* feststellen, daß die beiden Hoden auch nach der letzten Häutung noch deutlich getrennt sind und es bei den meisten Individuen auch im Imagostadium bleiben.

Das Zusammentreten der larvalen paarigen Hoden zu einem unpaaren Gebilde in der Puppe und Imago haben die alten Forscher nicht erkannt. So beschreibt SWAMMERDAM die Hoden von *Vanessa urticae*-Raupen als zwei nierenförmige Körper, die er bei der Puppe nicht wiederfindet, wohl aber um dieselbe Stelle herum einen kugeligen, roten Körper. Er erkennt in diesem nicht die zu einem unpaaren Gebilde zusammengetretenen Hoden. Dies festzustellen gelang erst BESSELS 1867 an *Bombyx mori*.

Jeder Hoden besteht aus vier eiförmigen Follikeln. Diese Vierfächrigkeit macht sich schon äußerlich in Gestalt dreier Querfurchen geltend.

Diese Querfurchen bleiben auch nach dem Zusammentreten zu einem unpaaren Körper erhalten.

In den ersten Raupenstadien zeigt jeder Hoden bindegewebige spitze Fortsätze an der Vorder- und Hinterseite. Diese dienen der Einheftung der Hoden in das umgebende Gewebe. Auf den späteren Stadien, auf welchen eine Anzahl Tracheen an die Hoden treten, und in denen die Ausführungsgänge besser ausgebildet sind, schwinden diese Fortsätze.

Ursprünglich sind die Hoden von einer gemeinsamen Membran umgeben; später, etwa von der dritten Larvenperiode ab, differenziert sich diese in zwei Schichten: in eine innere, von Munson (1906) als Tunica propria, und eine äußere als Tunica adventitia bezeichnete. Die äußere Hülle umgibt den ganzen Hoden. Sie reicht auch nach dem Zusammenwachsen der Hoden zwischen diese, greift aber nicht in die Follikelwände hinein. Diese äußere Schicht wird aus Bindegewebe gebildet, das aus einer ein- bis mehrschichtigen Lage von Zellen sich zusammensetzt. An und in diese äußere Schicht treten zahlreiche Tracheen, die teilweise auch bis in die innere Schicht und in die die einzelnen Follikel trennenden Wände reichen. Die innere Schicht tritt deutlich erkennbar hervor. Sie ist mit etwas Pigment versehen, das sie leicht von der äußeren Membran abhebt, durch das auch die grünlichweiße Färbung des Hodens bedingt wird. Dies Pigment wechselt bei den verschiedenen Lepidopteren. So enthalten z. B. die Hoden von *Papilio rutulus* hellrotes Pigment, von *Pieris* tiefrotviolettes, von *Vanessa io* braungelbes, von *Van. polychloros* zitronengelbes, von *Lymantria dispar* fleischrotes, von Saturniden schwachgelbes. Eine besondere, biologische Bedeutung dürfte diese Färbung nicht haben. Erwähnen möchte ich nur, daß bei manchen Lepidopteren die Färbung der Hoden eine andere als die der Ovarien ist. So erwähnt Geyer (1913), daß die Hoden von *Lymantria dispar* gelb, die Ovarien aber orangefarben sind. Bei *D. euph.* ist kein so ausgezeichneter Unterschied zu merken.

Bei den mit Osmiumgemischen fixierten Hoden tritt die innere Membran ganz besonders stark hervor. Dies wird bedingt durch zahlreiche, in sie unregelmäßig eingelagerte Fett- und Öltropfen, die durch das Osmium eine Braun- und Schwarzfärbung erfahren. Man kann diese Fetttropfen auch in der zwischen die einzelnen Follikel hineinragenden Wand gelagert finden, hier aber nicht in so reichem Maße. Diese Fettropfen erweisen sich als aufgespeicherte Reservestoffe, die den Keimzellen als Nahrung dienen. Gerade an den Stellen, an denen die Keimzellen an die Wand herantreten, finden sich auch diese Stoffe angehäuft (Taf. II, Fig. 9). Die Cysten legen sich eng der Follikelwand an und kommen hier in unmittelbare Nähe der Nahrungsstoffe. Wahrscheinlich erfolgt eine direkte

Aufnahme derselben durch die Cystenwand, die sie ihrerseits wieder an die Keimzellen abgibt. Weiterhin werden diese Stoffe auch in die Follikel selbst entleert und von den Cysten aufgenommen. An mit Osmiumgemischen fixierten, aber nicht gefärbten Präparaten kann man solche Reservenährstoffe vor allem auch im Gedränge der Spermatogonien erkennen; durch den hier herrschenden Druck werden sie oft verzerrt.

Daß die Abgabe der Nahrung aus der inneren Membran ausschließlich indirekt auf dem Umwege über die Versonsche Zelle erfolgt, wie das z. B. Grünberg annimmt, halte ich auf Grund meiner Beobachtung für unrichtig. Bei *D. euph.* ist die gesamte innere Membran selbständig den Hodeninhalt ernährend tätig. Dies will mir noch besonders dadurch als gewiß erscheinen, daß diese Membran, in die während der vierten und fünften Larvenperiode, noch mehr aber zum Beginne der Puppenruhe reichlich Reservestoffe abgelagert worden sind, so daß sie in diesen Stadien ihre größte verhältnismäßige Dicke erhält, zur Zeit der Spermareife, zur Zeit des größten Nahrungsbedarfes der Keimzellen, gegen Ende der Puppenruhe allmählich schwindet und auf dem Imaginalstadium zu einem unscheinbaren Belag der äußeren Haut reduziert wird. Von diesem Schwinden werden auch die Follikelwände ergriffen. Diese werden sogar teilweise in der Imago zu ganz unscheinbaren Geweberesten reduziert, die regellos zwischen den in reicher Anzahl vorhandenen Spermatocysten lagern. Ferner zeigen die Kerne der die innere Membran bildenden Zellen eine diffuse Verteilung ihres Chromatins, wie es oft bei sekretorisch tätigen Zellen zu beobachten ist.

Die Ausführgänge der *D. euph.*-Hoden stellen bis ins spätere Puppenstadium, ungefähr zwei Monate vor dem Ausschlüpfen einfache, solide, in den ersten Stadien ganz unscheinbare Zellstränge dar. Beim lebenden Tier sind sie völlig wasserhell. Erst durch die Konservierung werden sie sichtbar. Sie sind gleichmäßig dünn, nur in unmittelbarer Nähe des Hodens zeigen sie eine geringe Anschwellung, den in der Imago besonders stark entwickelten Calix. Je mehr die Zeit des Ausschlüpfens herannaht, um so mehr bilden sich die Ausführungsgänge aus. Wenige Tage vor dem Ausschlüpfen haben sie ihre endgültige Gestaltung erlangt. Mit fortschreitender Ausbildung werden sie auch im lebenden Tiere immer sichtbarer. Im Calix verzweigen sich die als Vasa deferentia bezeichneten Ausführgänge in je vier Zweige, deren jeder in einen Follikel hineingreift und sich hier trichterförmig öffnet. Vom Calix ab sind die V. d. dünne, glatte Röhren, die ungefähr in der Mitte ihrer Länge eine bläschenförmige Verdickung aufweisen. Beide V. d. greifen um den Darm herum. Unter diesem münden sie in die paarigen Samenblasen, in die auch die Anhangs-

drüsen treten. Schließlich vereinigen sich die Vesiculae seminales zu einem gemeinsamen Ductus ejaculatorius. Dieser glatte Ausführgang läuft in den chitinösen Penis aus.

Die Vasa deferentia sind mit einem Säulenepithel von großen Zellen ausgekleidet. Diese weisen große, im Calix langgestreckte, im übrigen V. d. leicht ovale bis kugelrunde Kerne auf, die überaus reich mit Chromatin ausgestattet sind. Auffällig ist, daß sich dieses Epithel mit Heid. Eisenhämat. intensiv bläulich färbt, so daß es sich von der Umgebung scharf abhebt. Aus jedem Follikel führt ein mit solchem Epithel ausgekleideter Gang in den Calix. Hier öffnen sich die Gänge zu einem gemeinsamen Hohlraum in der Weise, daß die Wände der Gänge sich aufspalten und als acht Falten weit ins Lumen des Calix reichen. Diese Falten, deren Kerne besonders chromatinreich, scharf tingiert und langgestreckt sind, verlaufen ganz allmählich. Ihr Bau läßt den Schluß zu, daß sie sezernierend tätig sind, wahrscheinlich zu dem Zwecke, daß durch die von ihnen ausgeschiedene Flüssigkeit den Spermatozoen oder oft ganzen Spermatozoenbündeln ein leichtes Durchgleiten durch das V. d. ermöglicht wird.

II. Die Verteilung der Geschlechtszellen im Hoden.

In dem unpaaren Hoden der Puppe aus der Zeit von mindestens 4—2 Wochen vor dem Ausschlüpfen sind sämtliche Stadien der Spermaentwicklung vorhanden. Hoden aus diesem Alter eignen sich darum besonders gut zum Studium der Spermatogenese. Die Anordnung der Keimzellen in den eiförmigen Follikeln ist nun allerdings nicht eine so regelmäßige, wie dies etwa in den schlauchförmigen Hoden vieler Insekten, namentlich der Orthopteren der Fall ist. In der Nähe der hinteren Wand eines Follikels, d. i. die dem Ausführungsgange gegenüberliegende, liegt die Versonsche Zelle, so genannt nach dem Italiener Verson, der zum ersten Male (1889) eine ausführliche Beschreibung derselben gab. Vor ihm hatte sie schon Spichardt (1886) im Lepidopterenhoden gefunden und derselben kurz Erwähnung getan. Zick hat für diese, dem Schmetterlingshoden eigentümliche Zelle den Namen Apicalzelle vorgeschlagen.

Die Versonsche Zelle ist rings umgeben von einer reichen Zahl von Spermatogonien, die sich in lebhafter mitotischer Teilung befinden. Je weiter sich die älteren Spermatogonien von der Vers. Z. entfernen, um so weiter schreiten sie in der Entwicklung fort und treten zu Zellhaufen zusammen, die sich mit je einer Cystenhülle umgeben. Sämtliche Keimzellen einer Cyste stammen von einer Spermatogonie, die sich mehrmals

teilt. In einer Cyste mögen schließlich 120—130 Geschlechtszellen vorhanden sein. Diese Anzahl läßt auf eine 7—8malige Teilung schließen. Davon kommen 5—6 Teilungen auf die Vermehrungsteilung der Spermatogonien. Die Spermatocyten der Wachstumsperiode liegen am Rande der Spermatogonienanhäufung um die Vers. Z. Im übrigen Teile des Follikels nehmen die Spermatocyten ihre weitere Entwicklung bis hin zum Spermatozoon. Diese Stadien liegen vielfach regellos durcheinander, so daß es gar nicht so selten vorkommt, daß reife Spermatocysten zwischen Cytocysten lagern. Allerdings finden sich die Spermatocysten in der Hauptsache in der Nähe der Ausführungsgänge. Diese bis zu einem gewissen Grade immerhin noch regelmäßige Anordnung erleichtert wenigstens etwas das Erkennen des Entwicklungsganges von der Spermatogonie bis zum reifen Spermatozoon.

In bezug auf die Verteilung der einzelnen Entwicklungsstadien der Keimzellen auf die einzelnen Lebensabschnitte des Schmetterlings weicht *Deilephila euphorbiae* stark von anderen Formen, auch von den nahe verwandten *Smerinthus*-Arten ab. Vor allem ist die lange Zeit, die die Geschlechtszellen bis zu ihrer Reife brauchen, auffällig. Die jungen Raupen entschlüpfen ungefähr Anfang bis Mitte Juli dem Ei und erst Ende Mai bis Anfang Juni sind die ersten Spermatozoen herangereift. In der ersten und zweiten Hodenperiode sind die Hoden mit Spermatogonien angefüllt. In den folgenden Perioden schreiten die ältesten Geschlechtszellen ganz allmählich zu dem nächsten Stadium vor. Beim Beginn der Verpuppung sind die Spermatocyten ungefähr bis zum Beginne der ersten Reifungsteilung gelangt. Auf diesem Stadium scheinen die Zellen bis zum Eintritt wärmerer Tage zu verharren, wenigstens finden sich die ersten Reifungsteilungsfiguren erst Mitte März. Bis in die Mitte der Puppenruhe sind die Hoden prall mit Geschlechtszellen gefüllt. Erst nach dieser Zeit, wenn der Hoden sich stärker vergrößert und die innere Membran durch reiche Nährstoffabgabe etwas abnimmt, werden die Follikel geräumiger. Dann ist auch den Spermatocyten mehr Raum zur Entwicklung gegeben. Ungefähr 4—2 Wochen vor dem Ausschlüpfen sind die ältesten Keimzellen zu reifen Spermatozoen entwickelt. Je mehr das Ende der Puppenruhe herannaht, um so mehr Spermatiden wandeln sich zu Spermatozoen um. In der Imago selbst finden sich nur noch Spermatozoen, entweder noch in der Cyste, oder aus dieser gelöst; außerdem noch in unmittelbarer Nähe der Versonschen Zelle einige Gono- und Cytocysten, dicht an die hintere Follikelwand gedrängt, bedingt durch den Druck der das Follikellumen anfüllenden Spermatocysten, auf deren Längsstreckung auch die gerade zu dieser Zeit auftretende Torsion des gesamten Hodens um seine

Längsachse zurückzuführen ist. Die in der Imago noch um die Vers. Z. gelagerten Spermatogonien und Spermatocyten entwickeln sich nicht weiter.

Den hier an *D. euph.* beschriebenen Entwicklungsverlauf scheinen nur wenige Arten durchzumachen. So berichtet nur Munson (1906), daß die Hoden von *Papilio rutulus* ungefähr einen Monat vor dem Ausschlüpfen aus der Puppe reife Spermatozoen in größerer Zahl aufweisen, nachdem die ersten von ihm schon in der Mitte der Einpuppungsperiode gefunden wurden. Ähnliches vermochte Margarete Cook (1910) an *Danais archippus*, *Papilio cresphontes* und *Acronycta* festzustellen. Weiter berichtet Kopeć (1912) von Pieriden und Quercifolia, daß in der fünften Larvenperiode noch keine Spermatiden, sondern nur ausschließlich Spermatogonien und Spermatocyten vorkommen. Im Gegensatz zu diesen Befunden von Kopeć an Pieriden berichtet Zick (1911), daß er in den Hoden von *Pieris brassicae* und von *Vanessa* schon in der dritten und vierten Larvenperiode die Umwandlung von Spermatiden zu Spermatozoen beobachten konnte. Ähnliches vermochte Kopeć (1912) an *Lymantria dispar* festzustellen. Hier finden sich schon am Ende der dritten Larvenperiode zahlreiche Spermatiden, die sich am Ende der vierten, zumeist aber erst in der fünften Larvenperiode zu Spermatozoen umwandeln. Ähnliches, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, konnte er an *Chrysorrhea*-, *Monacha*- und *Salicis*-Raupen beobachten. Federley berichtet, daß er an *Pygaera*-Arten schon vor der letzten Häutung alle Entwicklungsstadien der Samenzellen von ganz jungen Spermatogonien bis zu fast reifen Spermatozoen gefunden habe. Diesen letzteren Befunden von Kopeć, Zick und Federley an verschiedenen Lepidopteren möchte ich noch einen an *Smerinthus ocellatus* hinzufügen. Hier zeigen ebenfalls die Follikel eines präparierten Hodens der fünften Larvenperiode zahlreiche reife Spermatozoen, in der zweiten Larvenperiode dagegen nur erst Spermatogonien und Spermatocyten. Hoden der anderen Larvenstadien standen mir nicht zur Verfügung.

III. Die Versonsche oder Apicalzelle.

Die Versonsche Zelle liegt in der Nähe der hinteren Wand jedes Follikels, d. i. die dem Ausführungsgange gegenüberliegende. Sie ist rings umgeben von zahlreichen, isolierten, in dem Larven- und jüngeren Puppenstadium dicht aneinander gedrängten Spermatogonien. Auf dem ersten Larvenstadium hat sie durchaus noch das Aussehen einer Spermatogonie. Sie ist besonders daran zu erkennen, daß die hier noch in geringer Anzahl vorhandenen Spermatogonien Plasmafortsätze nach ihr entsenden.

Schon von der zweiten Larvenperiode ab, in der durch häufige Teilung die Spermatogonien in reicherer Zahl sich um sie scharen, zeichnet sie sich durch ihre Größe vor dem gesamten Follikelinhalte aus. Mit dem Wachstum des Hodens nimmt auch ihre Größe fortgesetzt zu, um gegen Ende der Puppenruhe ihren Höhepunkt zu erreichen. In jedem Hodenfollikel findet sich, auch auf dem Imaginalstadium, eine Versonsche Zelle. Munson konnte dagegen an *Pap. rutulus* feststellen, daß von den acht Hodenfollikeln höchstens vier mit einer Versonschen Zelle versehen waren; diese Beobachtung ist bisher nur an diesem Schmetterlinge gemacht worden. Wenigstens findet sich in der Literatur keine weitere entsprechende Angabe.

Die Versonsche Zelle erweist sich im besonderen als eine verhältnismäßig sehr große Zelle, mit viel Plasma, das reich verzweigt ist. In ihrer Mitte findet sich ein großer, entweder kugeliger, oder, und das ist gewöhnlich der Fall, ein langovaler Kern. Das Chromatin ist vielfach in einem feinen Netzwerk über den ganzen Kern verteilt, oft aber auch im Centrum des Kernes zu einem Gebilde ohne bestimmte Form konzentriert. An gefärbten Präparaten fällt ein Unterschied in der Farbe des Protoplasmas der Apicalzelle und dem der Spermatogonien auf. An beispielsweise mit Hämatoxylin tingierten Schnitten erscheint das Plasma der Spermazellen bläulich gefärbt; das Plasma der Apicalzelle hat seinen natürlichen, bzw. durch die Fixierung erlangten Farbton behalten. Wie dem Hämatoxylin leistet es auch der Einwirkung anderer Kernfarbstoffe Widerstand. Nur Safranin vermag eine Färbung hervorzurufen.

Im Imaginalstadium scheint der Widerstand den Farben gegenüber nicht mehr so intensiv zu sein. Hier nimmt das Plasma bei Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin einen leicht bläulichen Ton an.

Im Plasma der Apicalzelle finden sich, unregelmäßig eingelagert, dunklere Körper, die oft das Aussehen von Keimzellen besitzen, in der Hauptsache aber kleiner als diese sind. Außer diesen kommen, wie die mit Osmiumgemischen fixierten Objekte erkennen lassen, auch Fetttropfen in der Apicalzelle vor. Ihre Anwesenheit kann man an nicht gefärbten Schnitten besonders in der fünften Larvenperiode und dem Anfang der Puppenruhe feststellen.

Schwierig ist es, festzustellen, ob die einzelnen Äste des reich verzweigten Plasmaleibes zwischen die Spermatogonien hineinreichen oder ob jeder dieser Fortsätze mit dem Plasma je einer in der Nähe der Apicalzelle liegenden Spermatogonie im Zusammenhange steht. Mir will es nach allem scheinen, als sei diese letztere Annahme hauptsächlich die richtige.

In bezug auf ihren Ursprung dürfte wohl die Ansicht von v. La Valette St. George die meiste Wahrscheinlichkeit haben. Seiner Meinung nach ist sie aus einer Spermatogonie entstanden. Er schreibt darüber: »Wenn ich mich über die Herkunft dieser Zelle äußern soll, so kann ich nichts anderes annehmen, als daß sie als eine umgewandelte Spermatogonie aufzufassen sei«. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897. S. 757.) Zu dieser Auffassung kam er durch die große Ähnlichkeit, die die Apicalzelle auf dem frühesten Stadium mit den Spermatogonien hat, höchstens daß sie sich durch ein »dichteres, dunkleres Plasma« von den eigentlichen Keimzellen unterscheidet.

Ganz anderer Ansicht über die Abstammung der Versonschen Zelle ist Toyama (1894). Er hält sie nicht für eine umgewandelte Spermatogonie. Er glaubt vielmehr, daß sie aus einer Zelle der bindegewebigen Hülle ihre Entstehung nimmt. Sie soll durch Einstülpung in das Innere der Follikel gelangen. Diesen Vorgang schildert er mit folgenden Worten: »Hand in hand with this change (gemeint ist die Bildung der Follikelwände) an other depression appears on each of these testicular tubes, and in a testis of a larva four days old, there is seen a large cell in each of these secondary depressions of the follicle. This large cell is the origin of Versons cell found in the blind end of the testicular follicle.« Diese Ansicht Toyamas hat nun allerdings starken Widerspruch gefunden. Man stößt sich besonders daran, daß Toyama die Befunde an Hoden von vier Tage alten Raupen zum Beweise seiner Ansicht benutzt. Auf diesem Stadium hat die Apicalzelle schon ein von den Keimzellen abweichendes Aussehen, was leicht die Veranlassung werden kann, sie als ein dem Hodeninhalt ursprünglich fremdartiges Gebilde anzusehen.

Den im jugendlichen Raupenhoden von Toyama als Einstülpung bezeichneten Auswuchs der hinteren Follikelwand deuten Grünberg und Zick als starke Verdickung derselben, die sekundär entsteht und die Aufgabe hat, die Apicalzelle in das Gedränge der Spermatogonien zu schieben, wohin zu gelangen ihr selbst die Kraft fehlt. Neuerdings hat auch Schneider diese Frage beantwortet. Doch kann ich hier nur auf seine demnächst erscheinende Arbeit verweisen.

Eigentlich noch recht wenig geklärt ist die Funktion der Versonschen Zelle. Verson behauptet von ihr, daß sie die eigentliche und einzige Urkeimzelle eines Hodenfaches sei. Aus ihr soll der gesamte Hodeninhalt entstehen, der sich überhaupt im Laufe der Entwicklung in einem Hodenfach findet. Er faßt seine Ansicht in folgende, einem Aufsatze von v. La Valette St. George entnommenen Worte zusammen. »Aus dieser in jedem Fache, nahe dessen konvexer Basis liegenden, ein-

zigen großen Keimzelle nehmen nach und nach alle organisierten Bildungen, aus welchen der Inhalt des ganzen Faches besteht, ihren Ursprung.« Diese Ansicht ist von verschiedenen Forschern widerlegt worden. Munson scheint ihr allerdings noch zuzuneigen. Er schreibt: »I shall present other good reasons for believing this to be real original germ cell, for which reason I have called it the grand mother stem cell« (Munson S. 64).

Auch die andere Ansicht Versons, daß die Apicalzelle während ihres ganzen Lebens neue Keimzellen durch amitotische Ein- und Abschnürungen ihres Kernes bilde, ist durch die neueren Untersuchungen als ein Irrtum erkannt worden. Schon Toyama konnte feststellen, daß der Kern der Versonschen Zelle sich niemals direkt oder indirekt teile. In den älteren Stadien zerfällt der Kern mancher Apicalzellen in mehrere Stücke. Hier handelt es sich aber um Degenerationserscheinungen, nicht etwa um Teilungen. Das, was Verson für abgeschnürte Teilstücke des Kernes der Apicalzelle und für entstandene Spermatogonien hält, deutet Grünberg (1903) als »schwarz gefärbte, teilweise von hellen Höfen umgebene Körner, die sich auf späteren Stadien in großer Anzahl im Plasma der Apicalzelle finden. Sie sind aber nicht aus dem Kern derselben, sondern aus aufgelösten Keimzellen hervorgegangen und werden als Nährmaterial für die übrigen Keimzellen verwandt«.

Zu ganz anderer Auffassung ist Munson (1906) auf Grund seiner Befunde an *Papilio rutulus* gekommen. Er glaubt, daß die dem Zellplasma der Versonschen Zelle eingelagerten Körper wirkliche Zellen mit Kernen seien, nicht Körner, wie er ursprünglich und vor ihm alle Forscher angenommen hatten. Diese Zellen treten aus der Versonschen Zelle heraus hin an die Spermatogonien und werden zu Cystenzellen. In der Bildung dieser Cystenzellen erblickt er eine Originalfunktion der Apicalzelle. In bezug auf den Ursprung dieser eingelagerten Zellen gibt er nichts Bestimmtes an. Daß sie etwa durch Teilung der Apicalzelle entstehen, hat er nicht finden können. »I find nothing suggesting an origin of the cortical nuclei from the nuclei of the grandmother stem cell« (Munson S. 66).

Die Befunde an *Deilephila euphorbiae* sprechen gegen die Auffassung Munsons. Bei diesen Objekten zeigt sich, daß diese der Versonschen Zelle eingelagerten Körper hauptsächlich erst in den späteren Stadien sich im Plasma der Apicalzelle befinden. Man müßte hier doch im Gegenteil erwarten, daß sie gerade in den ersten Larvenstadien, etwa in der zweiten bis dritten Larvenperiode, auftreten, auf welchem Stadium hauptsächlich die Keimzellen sich in Cysten vereinigen, also solche die Cysten bildenden Zellen vor allem notwendig sind. Das Plasma der Apicalzellen von Hoden dieser Perioden enthält entweder gar keine oder nur ganz wenig solcher

eingelagerter Zellen. Wahrscheinlicher ist mir die Ansicht Grünbergs. Es ist leicht denkbar, daß einige der auf einem späten Stadium entstehenden Spermatogonien, die nur noch wenig Aussicht haben, zu Spermatozoen heranzureifen, in die Apicalzelle wandern, um hier zu Nahrungsstoffen umgearbeitet zu werden.

Wie schon erwähnt, hält Grünberg (1903) auf Grund seiner speziellen Untersuchung die Apicalzelle für das den gesamten Follikelinhalt ernährende Organ. Als solches ist sie in zweifacher Hinsicht tätig: assimilatorisch und sezernierend; assimilatorisch insofern, als sie die in ihrer unmittelbaren Nähe sich befindlichen oder in ihr Plasma eingewanderten Keimzellen auflöst, oder aus der pigmentierten, inneren Schicht der bindegewebigen Hülle Nahrungsstoffe aufnimmt, verarbeitet und als Nahrungsstoffe an die Spermatogonien abgibt; sezernierend insofern, als sie in ihrem Innern selbst Nahrungsstoffe produziert und weitergibt. Daß dabei auch der Kern der Apicalzelle selbst mit tätig ist, glaubt er aus »Gestaltsveränderungen, Auftreten von Fortsätzen und Verschwinden von Kerngrenzen« annehmen zu dürfen. Daß nicht die Apicalzelle allein die Ernährung des Follikelinhaltes übernimmt, daß dabei vielmehr die gesamte Hüllmembran gleichmäßig beteiligt ist, hatte ich schon Gelegenheit auszuführen, eine Ansicht, die schon Zick mit aller Entschiedenheit vertritt. Der Apicalzelle schreibt dieser allerdings auch eine ernährende Funktion zu. Diese Ernährung durch dieselbe geschieht in einer besonderen Absicht Sie soll für die Entwicklungsdifferenz unter den Keimzellen sorgen. Zick verweist dabei auf das Puppenstadium, auf welchem sich in kontinuierlicher Reihenfolge von isolierten Primärspermatogonien bis hinauf zu voll ausgereiften Spermatozoen alle Stufen der Spermaentwicklung finden, eine Erscheinung, die, wie schon erwähnt, auch die Hoden von *Deilephila euphorbiae* auf dem Puppenstadium von mindestens 4—2 Wochen vor dem Ausschlüpfen gewähren. (Taf. II, Fig. 7.) Zick meint, daß die Apicalzelle immer nur einen Teil der im Follikel vorhandenen Keimzellen zu ernähren vermag. Dadurch bekommen diese einen Entwicklungsvorsprung gegenüber ihren Geschwistern und ein allmähliches Reifen der Keimzellen ist die natürliche Folge. Nur eins fragt sich dabei: Werden hier die der Apicalzelle anliegenden oder von ihr entfernten Keimzellen ernährt, ist somit ihre Ernährung eine das Wachstum hemmende oder fördernde? Nach Zicks Darstellung kann man annehmen, daß die der Apicalzelle etwas entfernten Keimzellen vor allem von dieser ernährt werden, wodurch der Entwicklungsvorsprung bedingt wird. Unverständlich bleibt nur, weshalb dabei nicht auch die zwischen der Apicalzelle und den von ihr ernährten Keimzellen liegenden Spermatogonien ernährt werden. Sie liegen

doch am Wege, den die Nahrungsstoffe zurückzulegen hätten. Besser scheint mir die Erklärung, daß die Apicalzelle mit einer spezifisch ernährenden Funktion die Entwicklung der um sie sich scharenden Keimzellen bis zu einem gewissen Grade hemmt, und daß die älteren, von der Apicalzelle durch neugebildete Spermatogonien weggedrängten Keimzellen allmählich diesem hemmenden Einflusse entzogen werden. So vermögen sie ganz allmählich zum jeweils nächsten Stadium fortzuschreiten und langsam heranzureifen. Dieser retardierende Einfluß der Apicalzelle verhindert also einmal ein zu frühes Reifen, dann auch späterhin ein gleichzeitiges Reifen der Keimzellen. Dieses würde »einen einmaligen heftigen, aber kurz andauernden Erguß von Spermatozoen zur Folge haben, deren Menge in Anbetracht des beschränkten Raumes nicht sehr groß sein könnte. So aber ist ein kontinuierlich fließender Strom von Keimzellen gewährleistet.« Eine gewisse Bestätigung dieser Ansicht, daß die Versonsche Zelle einen den Entwicklungsgang der Keimzellen regulierenden Einfluß ausübt, bietet die Beobachtung Munsons an *Pap. rutulus*: »Follicles that do not contain such a cell (gemeint ist die grandmother stem cell = die Apicalzelle), soon have all their contents converted into mature spermatocysts.«

Diese Theorie, daß die Apicalzelle mit einer spezifisch ernährenden Funktion zugleich auch die eines Regulators in der Entwicklung des Hodeninhaltes spielte, eine Funktion, die die allseitig ernährende, pigmentierte, innere Hülle zu übernehmen wohl kaum imstande wäre, hat sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich. Exakte Beweise lassen sich dafür jedoch nicht erbringen. Das Experiment wird wohl erst geeignet sein, bestimmtere Auffassung über ihre Funktion zu geben. Erst wenn es gelingen wird, die Apicalzelle aus dem lebenden Hoden zu entfernen, wird es aus den dadurch bedingten Folgeerscheinungen möglich werden, Licht in dies auch jetzt noch dunkle Gebilde zu bringen.

IV. **Die Spermatogonien.**

Als Spermatogonien bezeichnet man die jüngsten Stadien der Keimzellen. Sie liegen in unmittelbarer Nähe der Apicalzelle rings um diese herum. Sie besitzen einen im Verhältnis zur ganzen Zelle großen, sphärischen oder ovalen Kern, der von wenig Plasma umgeben wird. Um und zwischen die der Apicalzelle am nächsten befindlichen Spermatogonien greifen, wie ganz deutlich zu beobachten ist, Plasmaäste der Versonschen Zelle, oder die Spermatogonien liegen ganz im Plasma derselben eingebettet. Hierin mag wohl ein Grund zu der Annahme liegen, diese Spermatogonien nähmen in der Apicalzelle ihre Entstehung. Die außer-

halb der Apicalzelle liegenden Spermatogonien haben ihr Plasma einseitig angehäuft und zwar in Richtung auf den Kern der Apicalzelle. Vielfach ist es zu einem Kegel ausgezogen, dessen Spitze nach dem Kern der Apicalzelle zeigt. Auffällig ist, daß dieses so gestaltete Plasma in der Nähe der Kegelspitze, also dem der VERSONschen Zelle benachbarten Teile meistens eine etwas dunklere Färbung annimmt.

Der Kern ist immer gut zu erkennen. Er scheint ein festes Gefüge zu haben, da er nicht dem von allen Seiten einwirkenden Drucke der eng zusammengehäuften Spermatogonien nachgibt, sondern seine kugelige oder ovale Form behält. Das Chromatin des Kernes ist gleichmäßig an der Peripherie unmittelbar unter der Kernmembran verteilt in Form feinster Fäden, die auf den Maschen eines den ganzen Kern umspannenden, unregelmäßigen Lininnetzes verstreut liegen. Inmitten des Kernes selbst liegen ein, vielfach auch zwei größere, stark tingierte Gebilde, die besonders nach Färbung mit HEIDENHAINS Hämatoxylin in die Erscheinung treten. Sie werden als Nucleolen bezeichnet. Sie sollen Chromatin enthalten. Diese Vermutung hält FEDERLEY für richtig auf Grund seiner Beobachtung, daß sie gerade im »Ruhestadium« immer am größten und intensivsten gefärbt erscheinen, während die Chromosomen achromatisch sind. »Sobald die letzteren anfangen sich zu färben, wird der Nucleolus heller und man hat den Eindruck, daß er den Farbstoff an die Chromosomen abgibt.« Diese Ansicht, »daß der Nucleolus ein Speicher für die nutritiven Stoffe der Chromosomen, in erster Linie das Chromatin derselben bildet«, ist in neuerer Zeit von mehreren Autoren vertreten worden. Für die Insekten haben es MEVES (1908) für *Vespa*, WILKE für *Hydrometra* nachgewiesen, und FEDERLEY glaubt, daß dasselbe auch bei *Pygaera* der Fall sei. Bei *D. euphorbiae* scheinen die Verhältnisse ähnliche zu sein. Auch hier sind die Nucleolen während des Ruhestadiums am schärfsten differenziert, bei der Vorbereitung zur Teilung beginnen sie zu schwinden, während der Teilung selbst sind sie scheinbar nicht mehr vorhanden. Auf dem auf die Spermatogonien folgenden Wachstumsstadium der Spermatocyten treten die Nucleolen wieder scharf hervor.

Die Vermehrungsteilung der Spermatogonien.

Die Spermatogonien machen mehrere Teilungen zum Zwecke der Vermehrung durch. Der Beginn der Teilung macht sich in einer Gestaltsänderung der Chromosomen bemerkbar. Diese liegen während des Ruhestadiums in feinen Fäden mit unregelmäßiger Oberfläche an der Peripherie des Kernes über dem Kernnetz verteilt. Ob sie untereinander zusammenhängen, also einen einheitlichen Faden bilden, vermochte ich

nicht festzustellen; es hat mehr den Anschein, als seien die Chromosomen voneinander getrennt. Diese langen Chromosomen kontrahieren sich bei der Vorbereitung zur Teilung zu kurzen, glatten Stäbchen. An diesen wollen Toyama und Marg. Cook eine Längsspaltung beobachtet haben. Federley und Dederer vermochten eine solche an den von ihnen untersuchten Objekten nicht zu erkennen. Ebenso ist es mir unmöglich gewesen, eine solche an *D. euph.* zu finden. Allerdings muß ich darauf hinweisen, daß Marg. Cook diesen Befund nur an Ausstrichpräparaten gemacht hat. Ich habe meine Untersuchungen nur an Schnittpräparaten ausgeführt. Vielleicht zeigen diese die Verhältnisse nicht in genügender Weise.

Die kurzen, stäbchen- bis kugelförmigen Chromosomen rücken nunmehr nach dem Zentrum des Kernes. Hier häufen sie sich zunächst unregelmäßig an, ordnen sich aber sehr bald zur Äquatorialplatte an. Trotzdem mehrere Präparate Äquatorialplatten mit sehr scharf unterschiedenen Chromosomen aufwiesen, war es doch nicht möglich, die Zahl derselben mit Bestimmtheit festzustellen. Erschwert wird die Feststellung der Chromosomenzahl dadurch, daß die in der Äquatorialplatte liegenden Chromosomen sich meist schon geteilt haben, so daß ihre Zahl eine beträchtlich höhere wird. Normal sind wohl 28 Chromosomen in der Äquatorialplatte vorhanden. Munson fand an *Papilio rutulus* mit großer Sicherheit 28, Marg. Cook an *Callosamia promethea* 38, Doncaster an *Abraxas grossulariata* 56 Chromosomen. Federley gelangte nicht zu einer exakten Feststellung der Zahl der Chromosomen der Spermatogonien von *Pygaera.* Den Grund dafür erblickt er darin, daß die Chromosomen der Äquatorialplatten zu dicht an- und übereinander liegen. Doch konnte er feststellen, daß ihre Zahl bei *Pygaera pigra* auf über 40 zeigt, und daß bei den Riesenspermatogonien von *P. curtula* ihre Anzahl eine noch höhere ist.

Während sich die Chromosomen in die Äquatorialplatte lagern, verschwindet die Kernmembran. Von zwei winzigen Centrosomen, die vielfach nicht zu erkennen sind, geht eine feine Strahlung aus, die zur Bildung der Spindel führt. Die Spindelfasern greifen an die Chromosomen, die gespalten werden. Jede der so entstehenden Hälften wird zu einem entsprechenden Pole gezogen. Die Metaphase und Telophase der Teilung sind sehr häufig zu beobachten. Wahrscheinlich verlaufen sie ziemlich langsam. Die Pro- und Anaphase, welch letztere typisch tonnenförmig wie bei vielen Insekten gestaltet ist, scheinen schneller durchlaufen zu werden, was sich aus ihrem selteneren Auftreten schließen läßt. Während die geteilten Chromosomen nach den Polen zu wandern beginnen, was übrigens von allen zu gleicher Zeit geschieht, nicht nacheinander, schnürt

sich das Plasma ein und zwar dort, wo eine durch die Äquatorialplatte gelegt gedachte Ebene die Zellgrenzen schneiden würde. Die Einschnürung greift immer tiefer, je mehr die Chromosomen sich ihrem Pole nähern. Auf diese Weise entstehen zwei Tochterspermatogonien. Diese werden noch einige Zeit durch persistierende Stützfasern zusammengehalten. Bis an diese reicht die Einschnürung heran. Es läßt sich weiterhin nicht entscheiden, ob die Trennung der Tochterspermatogonien durch Einwachsen von Zellwänden oder einfach durch weitere Abschnürung erfolgt.

Nach den 5—6 Vermehrungsteilungen treten die Spermatogonien als Spermatocyten in ein neues Stadium über.

Degenerierende Spermatogonien (Taf. III, Fig. 25 a, b, c).

Eine sowohl für die Hoden der Larven als auch die der Puppen und Imagines häufige Erscheinung sind die degenerierenden Spermatogonien. An mit Heidenhains Hämatoxylin tingierten Schnitten fallen sie schon bei schwacher Vergrößerung durch ihre dunkle Färbung auf. Bemerkenswert ist auch ihr auffallender Größenunterschied. Sie sind gegenüber einer normalen Spermatogonie bis noch einmal so groß. In den degenerierenden Spermatogonien verdichtet sich das über die ganze Peripherie des Kernes fein verteilte Chromatin zur Bildung eines oder zweier, selten auch dreier, auffallend großer und gewöhnlich etwas langgestreckter Nucleolen. Diese nehmen begierig Kernfarbstoffe, z. B. Heidehnains Hämatoxylin und Safranin auf. Bei schwacher Färbung erkennt man, daß sie aus einer Masse kleiner Körnchen zusammengesetzt sind. Nach der Bildung dieser Chromatinhäufungen schwindet die Kern-, schließlich auch die Zellmembran. Damit sind diese Spermatogonien endgültig aus dem Cyklus der Spermatogenese ausgeschieden. Das Plasma, das eine körnige Struktur angenommen hat, zerfällt in einzelne Bruchstücke. In diesem Zustande wird es in die Hodenflüssigkeit verstreut und dient hier wahrscheinlich dem Follikelinhalte als Nahrung. Von dieser Degeneration werden auch Spermatocyten ergriffen, die sich schon auf dem Stadium des Wachstums oder dem der Reifung befinden. Roepke (09) fand an Smerinthusarten, daß manche degenerierenden Spermatogonien noch zu einem spermatidenähnlichen Gebilde auswachsen, indem das »Zellplasma sich zu einem langen Schwanzteil verlängert. Immer aber bleibt für diese Stadien das Vorhandensein der Nucleolen charakteristisch. Oft findet man ganze geschlossene Bündel so gebildeter Spermatiden, die an Stelle der Kopfabschnitte Nucleolen tragen, bald mehr an ihrem Ende, bald mehr in ihrer Mitte.« Eine entsprechende Beobachtung vermochte ich an *D. euph.* nicht zu machen. Von der Degeneration wird der ge-

samte Cysteninhalt ergriffen, nicht nur einzelne Spermatogonien, wie dies Voinov (1903) für den Käfer *Cybister* und Tönniges für Myriapoden nachzuweisen vermochten.

Auf eine Beobachtung an *D. euph.* möchte ich im Anschluß an die degenerierenden Spermatogonien hinweisen. Hier finden sich im Hoden der älteren Puppe und der Imago in zwei oder mehreren Hodenfollikeln in nächster Nähe der Ausführgänge dunkel gefärbte, große, schon mit bloßem Auge erkennbare Körper. Sie erweisen sich bei der mikroskopischen Untersuchung als eine Häufung von Körnchen, die je nach der Fixierung und Färbung verschieden scharf differenziert sind. Aus ihrem ganzen Aussehen schließe ich, daß es degenerierte Spermatogonien bzw. Spermatocyten sind, die auf diesem späten Stadium nicht mehr als Nahrungsstoffe benötigt werden. Sie sammeln sich als Reste unverdauter Nahrung an den Ausführgängen an und werden wohl, nach Ausbildung derselben, aus den Hodenfollikeln entfernt.

v. La Valette St. George (1897) beschreibt bei *Bombyx mori* unter den Geschlechtszellen noch winzige, annähernd sphärische Zellchen mit sehr kompaktem kleinen Kern und mit Eosin oder Orange G sehr intensiv färbbarem Plasma. Auch Kopeć fand bei *Lymantria dispar* ähnliche Gebilde. Ob es sich hier um Zerfallsprodukte von Spermatogonien handelt, läßt sich nach den Mitteilungen und beigegebenen Zeichnungen nicht ohne weiteres feststellen. Mir will es scheinen, als seien diese von Valette und Kopeć beschriebenen »Zellchen« die Kerne der degenerierten Spermatogonien. Der Kern dieser Zellchen ist der Nucleolus.

Die Cystenbildung.

Die Keimzellen sind von den Spermatogonien an bis hinauf zu den Spermatozoen in einer gewissen Anzahl zu Zellkugeln bzw. -bündeln durch eine Cystenhülle vereinigt. Innerhalb dieser machen sie eine gleichmäßige Entwicklung durch. Diese Cystenhülle besteht aus einer geringen Zahl von Zellen mit kleinem, chromatinreichen Kern und zähem Plasma, das zu einer dünnen Membran ausgezogen ist. Nur an den Stellen, an denen sich Cystenkerne befinden, macht sich eine Verstärkung desselben bemerkbar. Die Cystenhülle paßt sich den Veränderungen der in ihr liegenden Keimzellen an. Sie streckt sich bei beginnender Spermatidenbildung in die Länge, um allmählich zu einem langen, röhrenförmigen Gebilde, in das die reifenden Spermatozoen gelagert sind, auszuwachsen. Auf diesem Stadium wächst der Kern der den Spermatidenköpfen vorgelagerten Cystenhüllzelle zu besonderer Stärke heran. Diese Kopfzelle hat wahrscheinlich ausschließlich ernährende Funktion, da die Sperma-

tozoen mit ihren Spitzenstücken in ihr reiches Plasma gelagert sind. Die übrigen Kerne der Hüllzellen werden sehr unscheinbar, auch strecken sie sich noch mehr in die Länge. Dadurch erhält die die Spermatozoenbündel umgebende Hülle eine glatte Oberfläche, was ein leichtes Durchgleiten durch die Ausführgänge ermöglicht.

Nach den Befunden an *D. euph.* nehme ich an, daß die Cystenhüllzellen von einer modifizierten Spermatogonie herstammen. Diese Ansicht deckt sich mit der von v. La Valette St. George, Gilson, De Bruyne, Grünberg und Zick. Auch sie halten ohne Unterschied Keimzellen und Cystenzellen für genetisch gleichwertige Gebilde, die nur nach zwei verschiedenen Richtungen modifiziert sind. In unmittelbarer Nähe der Apicalzelle sind die Keim- und Cystenzellen noch nicht zu unterscheiden. Erst wenn sie sich etwas von der Versonschen Zelle entfernt haben, hellen sich einige Zellen etwas auf. Diese werden zu Cystenzellen. Es ist vermutet worden, daß verschieden reichliche Ernährung seitens der Apicalzelle die Ursache sei. Ein besonders günstiges Präparat veranlaßt Zick, sich der Vermutung anzuschließen, daß der Grad der Ernährung für das Schicksal der Urkeimzellen entscheidend ist.

Ganz anderer Meinung über die Herkunft der Cystenhüllzellen sind Toyama und Munson. Toyama hält sie für modifizierte Follikelzellen, die zum Zwecke der Cystenbildung sich aus ihrem Verbande lösen, ins Hodeninnere treten und sich hier mit einer Spermatogonie vereinigen, um dann in engster Verbindung mit dieser zur Cystenhülle auszuwachsen.

Auf Munsons Ansicht der Cystenzellherkunft hatte ich schon Gelegenheit hinzuweisen. Er hält die dem Plasma der Apicalzelle eingelagerten Gebilde für Zellen, die er als »cortical cells« bezeichnet. Sie treten aus der Apicalzelle heraus, lagern sich an die Peripherie einer Spermatogonie und liefern die zukünftige Cystenhülle. Daß sie meist nicht gesehen werden, erklärt er durch ihre geringe Größe und ihren Widerstand den meisten Farben gegenüber. Bei der Teilung der Spermatogonien teilt sich auch die Cystenzelle und zwar typisch mitotisch. Diese Teilung vermag er aber nur auf den ersten Stadien zu erkennen. Ob sich die Cystenhüllzellen bei *D. euph.* auch typisch mitotisch teilen, läßt sich nicht feststellen. Dazu ist der Unterschied im Aussehen ein viel zu geringer. Sich teilende Zellen weisen überhaupt keinen solchen auf. Die Beobachtung, daß keine Zelle in der Cyste während der Teilung in ihrem Aussehen erhalten bleibt, läßt den Schluß zu, daß auch die Cystenzelle sich teilt. Eine Teilung muß auch eintreten, da die Cystenhülle der Cytocysten aus 5 bis 8 Einzelzellen besteht, deren Zahl sich weiterhin nicht mehr vermehrt.

Erwähnen möchte ich bei dieser Gelegenheit, daß frühere Forscher,

wie Bessels u. a., diese Cystenhüllzellen für die Mutterzellen gehalten haben, die durch endogene Zellvermehrung den in ihnen enthaltenen, zusammenhängenden Spermatogonien den Ursprung gegeben haben soll.

V. Die Spermatocyten.

a) Die Synapsis.

Nachdem die Spermatogonien sich zum letzten Male geteilt haben, treten sie als Spermatocyten in das Stadium der Synapsis über.

Die aus der letzten Spermatogonienteilung resultierenden jungen Spermatocyten, die etwas kleiner als die älteren Spermatogonien sind, haben ihre Chromosomen zunächst kompakt zusammengehäuft. Mit der Bildung einer Kernmembran erfolgt eine Verteilung des Chromatins (in ähnlicher Weise wie bei den im Ruhestadium befindlichen Spermatogonien): es wird in feinen Fäden unregelmäßig über das Lininnetz verteilt. Bald wandert es in die auf diesen Fäden verteilten Chromosomen, die dadurch sichtbar werden. Während dieser Verteilung des Chromatins in die Chromosomen beginnt der Kerninhalt sich auf eine Stelle des Kernes zu konzentrieren, gewöhnlich an der der Cystenwand gegenüberliegenden Kernseite. Die Kontraktion schreitet ziemlich schnell fort. Sie erstreckt sich bald auf den gesamten Kerninhalt, der sich nach der erwähnten Kernseite begibt, so daß der Anschein hervorgerufen wird, als entstände am anderen Pole eine Vacuole. Aus dem entstandenen Gewirr tritt oftmals ein Nucleolus hervor, der mit glatter Oberfläche versehen und meist kugelig oder leicht gestreckt ist. Dieses Stadium der Konzentration des Chromatins an einem Kernpole wird als die Synapsis bezeichnet (Taf. III, Fig. 26/28). Auf diesem Stadium sollen, wie verschiedene Forscher an mehreren Insekten beobachten konnten, die Chromosomen zu einem einheitlichen Faden zusammentreten, so daß schließlich ein typischer Knäuel entsteht, der von Mc. Clung und Marg. Cook als »Synizesis«, von Wilson als »Kontraktionsstadium« bezeichnet wird. Bei *D. euph.* ist es infolge der großen Zahl und den vielen Hin- und Herwindungen der Chromosomen sehr schwierig, festzustellen, ob sie zu einem einheitlichen Faden zusammengetreten sind. Auch erscheint die Stelle des größten Gewirres vielfach verklumpt. Bei stark entfärbten Präparaten vermag man längere Chromatinschlingen zu erkennen. Die Annahme dürfte nach den Beobachtungen nicht ganz unberechtigt sein, daß die Chromosomen ein einheitliches Spirem bilden. Marg. Cook vermag an Schnitten der von ihr untersuchten Lepidopterenhoden in bezug auf die Frage der Spirembildung keine bestimmte Antwort zu geben; denn »as the looping proceeds, the chromatin mass stains more deeply until it is impossible in

ordinary preparations to make out anything of the spireme arrangement«. »Smear preparations«, die durch eine etwas schwächere Färbung besser erkennbare Bilder ergeben, gestatten ihr, ein zusammenhängendes Spirem zu verfolgen. an dem sie sogar einen Längsspalt zu erkennen vermag.

Bei anderen Lepidopteren scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen wie bei *D. euph.*, wie COOK, DEDERER, DONCASTER und FEDERLEY nach Befunden an den von ihnen untersuchten Arten bekunden. Nur MUNSONS Auffassung des Vorganges weicht erheblich ab. Er beschreibt als Synapsis ein Stadium vor der letzten Spermatogonienteilung. Die Synapsis während der Wachstumsperiode bezeichnet er als »Kontraktionsstadium«, auf welchem sich der Spiremfaden an dem einen Pole des Kernes zusammenzieht. Diese Darstellung MUNSONS ließe auf eine doppelte Synapsis schließen. Die Auffassung MUNSONS ist wohl ein Irrtum. MARG. COOK, die besonders auf die Synapsis bei ihrer speziellen Untersuchung geachtet hat, konnte an ihrem Material ebensowenig wie ich an *D. euph.* etwas den Befunden MUNSONS Entsprechendes finden.

Nach einiger Zeit des Bestehens des Chromatinknäuels lockert sich dieses. Der Chromatinfaden, falls ein solcher gebildet wurde, bricht in einzelnen Chromosomen auf, wenigstens werden jetzt die freien Enden allmählich deutlich sichtbar. Die Chromosomen kontrahieren sich ein wenig, so daß sie immer klarer hervortreten. Währenddem verteilen sie sich über den ganzen Kern. Ihre Zahl läßt sich nicht angeben, da sie noch zu lang sind, wodurch es unmöglich wird, in das Gewirr einige Ordnung zu bringen. Mit dieser Verteilung des Chromatins auf den ganzen Kern endet das Stadium der Synapsis und die Spermatocyten treten in die eigentliche Wachstumsperiode ein.

b) Die Wachstumsperiode.

Beim Beginne dieser Periode gehen innerhalb der Cyste wichtige Veränderungen vor. Die bisher beschriebenen Spermatogonien und Spermatocyten auf dem Synapsisstadium sind unregelmäßig innerhalb einer Cyste verteilt. Nach der Synapsis rücken die Spermatocyten an die Peripherie der Cyste. Im Innern entsteht auf diese Weise ein Hohlraum. MUNSON vergleicht diese Lageänderung zutreffend mit der Verwandlung der Morula in die Blastula. Die Spermatocyten schmiegen sich eng der Cystenwand an, bis sie dieser mit breiter Basis ansitzen. Infolge des rapiden Wachstums vor allem des Plasmas der Keimzellen üben sie einen starken, gegenseitigen Druck aufeinander aus. Durch diesen verlängert sich das Plasma in radiärer Richtung, so daß die Spermatocyten schließlich eine schwach konische Gestalt annehmen. Diese Lagerung der Keim-

zellen in den Cytocysten ist für ihre Ernährung von besonderer Wichtigkeit. Mit Hilfe der breiten Basis, mit der sie der Cystenhülle ansitzen, wird eine leichtere und intensivere Aufnahme der Nahrung von den Cystenzellen her ermöglicht. Dies ist auf dem Stadium des stärksten Wachstums auch vor allem notwendig. In der Hauptsache scheinen Nährstoffe aufgenommen zu werden, die besonders für die Bildung neuen Plasmas geeignet sind. Dieses erfährt gerade in dieser Periode eine verhältnismäßig starke Vermehrung, während der Kern dem Plasma gegenüber nicht ein so rapides Wachstum aufzuweisen vermag.

Bei der Größenzunahme der Spermatocyten machen sich in der Konstruktion der Chromosomen weniger bedeutsame Veränderungen geltend. Sie machen ein neues Ruhestadium durch. Die aus dem Knäuelstadium heraus differenzierten, langen, chromatinreichen Chromosomen geben allmählich ihr Chromatin an einen Nucleolus ab, der sich auffallend stark in dieser Periode vergrößert. Auf dem Lininnetz des Kernes bleiben nur vereinzelte Chromatinbrocken zurück. Durch die Abgabe des Chromatins an den Nucleolus erscheinen die Kerne sehr hell. Es sind auffallend viele solcher Spermatocyten mit hellem Kern und einem oder zwei großen, dunkel gefärbten Nucleolen vorhanden. Dies läßt den Schluß zu, daß diese Wachstumsperiode und das damit verbundene Ruhestadium des Chromatins längere Zeit anhält.

Nachdem die Spermatocyten zu entsprechender Größe herangewachsen sind, bereiten sie sich zu einem neuen, die Reifungsteilungen vorbereitenden Schritte vor, für

c) die Konjugation der Chromosomen.

Der Nucleolus beginnt das aufgespeicherte Chromatin an die Chromosomen abzugeben, die wieder deutlich hervortreten. Zunächst zeigen sie eine rauhe Oberfläche; je mehr Chromatin sie aber vom Nucleolus erhalten, um so praller werden sie, bis schließlich ihre Oberfläche glatt gespannt erscheint. Auch haben sie sich mit der Zeit etwas verkürzt. In dieser Gestalt sind sie wieder gut erkennbar. Der Nucleolus ist indessen mehr und mehr infolge der starken Chromatinabgabe geschwunden. Vielfach ist er nur noch als ein blasser Körper zu erkennen, der schließlich ganz zu schwinden scheint.

Auf diesem erreichten Stadium findet bei *D. euph.* die den Cytologen besonders interessierende, bei der Insektenspermatogenese in verschiedenster Weise interpretierte Konjugation der Chromosomen statt.

In einer Spermatocyte sind bis zu 28 Chromosomen vorhanden. Diese Chromosomen, die trotz der erfolgten Kontraktion immerhin noch

eine beträchtliche Länge besitzen, biegen sich zu einem hakenförmigen Gebilde um. Diese V-artig gestalteten Chromosomen bilden bald darauf ringförmige Figuren im Kern. Ihr Aussehen läßt auf einen doppelten Ursprung schließen. Einmal ist es möglich, daß je zwei solcher V-förmiger Chromosomen mit ihren freien Enden zusammentreten oder daß zum anderen die V-förmigen Chromosomen in der Längsachse aufspalten, die beiden Hälften sich voneinander entfernen und nur die freien Enden der beiden Schenkel im Zusammenhange bleiben. Für *D. euph.* ist die erste Annahme die richtige. Hier lassen die Spermatocyten bis 14 solcher Ringe erkennen. Diese kommen dadurch zustande, daß je zwei der gebogenen Chromosomen sich mit ihren freien Schenkeln aneinanderlegen. Gegen die zweite Annahme spricht die Tatsache, daß nur höchstens 14 Chromatinringe vorhanden sind, es müßten doch nach der zweiten Annahme entsprechend den 28 gespaltenen Chromosomen auch 28 Ringe erscheinen.

Die Chromosomen kontrahieren sich nun. Dadurch rücken die Schenkel der V-förmigen gebogenen Chromosomen mehr und mehr aneinander. Die Kontraktion schreitet immer weiter. Schließlich treffen die beiden Ringhälften aufeinander. Hierbei brechen wahrscheinlich die gebogenen Chromosomen auseinander und je die Hälfte des geteilten Chromosoms verbindet sich mit der Hälfte des andern. Die durch die Aufbrechung entstandenen Chromosomenenden rücken etwas auseinander, so daß, da die ursprünglich freien Enden eng aneinander geschmiegt liegen, das Bild einer typischen Tetrade entsteht. Diese spaltet sich bald in zwei Hälften, deren jede eine hantelförmig gestaltete, bivalente Dyade ergibt.

Dieser Vorgang läßt sich am besten folgendermaßen veranschaulichen:

$$\begin{array}{cccccccccc} & & a_1 & b_1 & a_1 & b_1 & a_1 & b_1 & a_1+b_1 & a_1+b_1 \\ a\,| & b\,| & +< & >+ & +< & >+ & = & = & \times & \begin{matrix}\vee\\\wedge\end{matrix} \\ & & a_2 & b_2 & a_2 & b_2 & a_2 & b_2 & a_2+b_2 & a_2+b_2 \end{array}$$

Die gestreckten Chromosomen a und b biegen sich zu V-förmigen Gebilden um, deren Schenkel als a_1 und a_2 bzw. b_1 und b_2 zu bezeichnen sind. a_1 a_2 und b_1 b_2 legen sich mit ihren freien Enden aneinander. Durch die Kontraktion der Chromosomen rücken a_1 und b_1 an a_2 und b_2. a und b brechen dann in a_1 und a_2 bzw. b_1 und b_2 auf und bilden die Tetrade $a_1 + b_1$ und $a_2 + b_2$. Diese Tetrade bricht in zwei bivalente Dyaden auf.

Diese eben geschilderten Stadien sind nur selten zu finden. Sie verlaufen wahrscheinlich sehr schnell.

Die Konjugation der Chromosomen der Schmetterlingsspermatocyten ist von den verschiedenen Forschern in der verschiedensten Weise ausgelegt worden. Nach Federley treten bei *Pygaera* je zwei Chromosomen

zu V-förmigen Figuren zusammen. Von einer Ringbildung erwähnt er nichts. Die Tetraden deutet er als »zufällig aufeinanderliegende konjugierende Chromosomenpaare«.

Marg. Cook beobachtet, daß die im Spirem abgeschnürten, längsgespaltenen, körnchenförmigen Chromatinsegmente sich ringförmig öffnen, bald aber sich kontrahieren und kleinere, dicke Ringe bilden, bis durch fortgesetztes Verdicken der Längsspalt fast oder gänzlich schwindet. Aus diesen Ringen bilden sich hantelförmige Dyaden oder Tetraden, an welchen beiden sie die Längs- und Querflächen der Teilung deutlich herauszufinden meint.

Am eigenartigsten, zugleich auch am unwahrscheinlichsten ist die Auffassung Munsons. Nach ihm zieht sich bei *Papilio rutulus* der Spiremfaden zu einem Knäuel an einem Pole des Kernes während des »Kontraktionsstadiums« zusammen und schnürt sich hier zu einer Kette von 28 Einzelchromosomen ab. Diese Kette biegt dann zweimal nacheinander um und beide Schenkel legen sich aneinander, so daß erst eine doppelte Kette von 14 Dyaden und dann eine vierfache von 7 Tetraden entsteht. Die Bildung dieser letzteren ist »a temporary conjugation of chromosomes in which there may be an exchange of constituent granules or ids«. Diese 7 Tetraden persistieren nur kurze Zeit. Bald zerfallen sie in 14 Dyaden, die ebenfalls von nur kurzer Dauer sein können, da in der Metaphase der ersten Reifungsteilung, die bald diesem Stadium folgt, wieder 28 Chromosomen vorhanden sind.

Von längerer Dauer als diese vorbereitenden Vorgänge der Synapsis und der Chromosomenkonjugation sind die Reifungsteilungen.

Man findet in dem reifen Follikel der späten Puppenperiode gewöhnlich eine ganze Anzahl von Cysten, deren Inhalt sich auf diesem Stadium befindet.

d) Die 1. Reifungsteilung.

a) In der Prophase der 1. Reifungsteilung sind die Chromosomen, deren Hantelform leicht ihre Bivalenz zu erkennen gibt, gleichmäßig über die ganze Kernoberfläche verteilt (Taf. IV, Fig. 40). Im Plasma wird der Beginn der Spindelbildung sichtbar. Die Chromosomen fangen an, sich einseitig im Kern zu konzentrieren. Die Kernmembran beginnt zu schwinden. Wie Meves (1900) feststellen konnte, geht bei Lepidopteren die Spindel in »ihrem äquatorialen Teile aus dem Kern, in den polaren Teilen aus der Zellsubstanz« hervor (Taf. IV, Fig. 41, 42, 43).

b) Metaphase. Bald begeben sich die Chromosomen in den Äquator der Spindel. Hier lagern sie sich in geordneter Weise zur Äquatorialplatte

an, die von den beiden deutlich sichtbaren Centrosomen gleichweit entfernt ist. An jedes Chromosom greift von jeder Seite her eine Spindelfaser an. Außerdem verlaufen mehrere Fasern von dem einen Pole ausgehend zwischen den Chromosomen hindurch nach dem Gegenpol. Sie stellen Stützfasern dar, die bei der folgenden Teilung der Chromosomen den Zugfasern den nötigen Gegenhalt gewähren. Die Lagerung der Chromosomen in die Äquatorialplatte ist von längerer Dauer, da sich ziemlich viel dieser Stadien in einem Hoden finden. Die sehr genaue Einordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte ermöglicht eine exakte Feststellung der Chromosomenzahl. Selbst die Lininfäden, die einige Unklarheit hineinbringen könnten, fehlen. DEDERER will sie allerdings an *Philosamia cynthia* beobachtet haben. Bei *D. euph.* beträgt die Chromosomenzahl 28. Trotzdem, daß sehr oft weniger Chromosomen gezählt wurden, einige Male allerdings auch 29, möchte ich doch 28 als die normale Chromosomenzahl bei *D. euph.* halten. PLATNER hat (1889) für dasselbe Objekt 30 Chromosomen festgestellt (Taf. IV, Fig. 44—47).

Die Zahl der Chromosomen schwankt bei den verschiedenen Lepidopteren. Doch hält sich die Schwankung innerhalb geringer Grenzen. Es vermochten HENKING (1890) an *Pieris napi* 25, an *Pieris brassicae* 14 bis 15 (?), MUNSON an *Pap. rut.* 28, MARG. COOK an *Callosamia* 19, an *Telea polyphemus* 30, an *Automeris* 31, an *Acronycta* 29, DONCASTER an *Abraxas* 28, FEDERLEY an *Pygaera anachoreta* 30, manchmal auch 31, an *P. pigra* 23, an *P. curtula* 29 und SEILER an *Phragmatobia* 28 festzustellen.

An diesen Äquatorialplatten kann man besonders gut Gestalt- und Größenunterschiede der Chromosomen feststellen. In Fig. 46, Taf. IV, eine Äquatorialplatte mit 29 Chromosomen darstellend, sind sie der Größe nach zu Paaren geordnet.

Sehr oft kommen die Äquatorialplatten auch von der Seite zur Ansicht. Dabei kann man an der Hantelform deutlich die Bivalenz der Chromosomen erkennen.

c) Anaphase. Bald kommt es zu einer Trennung der Chromosomen in ihre Komponenten. Jede Hälfte bewegt sich nach ihrem entsprechenden Pole. MUNSON findet, daß die Chromosomen der Äquatorialplatte fast kugelig sind. Darum meint er, »is it absurd to speak of a longitudinal or a transverse splitting of these chromosomes«. MARG. COOK betont im Gegensatz dazu, daß die erste Reifungsteilung eine deutliche Transversalteilung, die zweite eine typische Longitudinalteilung sei. — Bei der Wanderung der Chromosomen nach den Polen wandern einige etwas schneller als die anderen, ohne daß diese Erscheinung eine besondere Bedeutung hat. Die Chromosomen erreichen bald ihren Pol. Hier häufen sie sich dicht

gedrängt nebeneinander, doch immer in einer gewissen Entfernung vom Centrosom. Bei der Teilung werden die 28 bivalenten Dyaden in 28 univalente Chromosomen geteilt. Die erste Reifungsteilung ist darum als Äquationsteilung aufzufassen (Taf. IV, Fig. 48, 49, 50).

c) Telophase. Die in die Nähe der Centrosomen gewanderten Chromosomen umgeben sich bald mit einer neuen Kernmembran. Das Plasma zieht sich um den Äquator herum zusammen. Die Zellwand schnürt sich ein und führt so allmählich die Bildung zweier Zellen herbei. Die abschnürenden Zellwände treffen in der Mitte auf die lange persistierenden Stützfasern der Spindel (Taf. IV, Fig. 51, 52, 53).

e) Die 2. Reifungsteilung.

Die nunmehr entstandenen Spermatocyten zweiter Ordnung bereiten sich sofort auf die zweite Reifungsteilung vor. Sie machen kein besonderes Ruhestadium durch. Daß die Zeit zwischen der 1. und 2. Reifungsteilung keine lange ist, erkennt man besonders daran, daß sich vielfach die Centrosomen schon teilen, während noch die Tochterspermatocyten der ersten Reifungsteilung im Zusammenhange stehen. Die Chromosomen verteilen sich wieder über den ganzen Kern, der in den Spermatocyten zweiter Ordnung etwas kleiner ist, als in denen erster Ordnung. In der Prophase konzentrieren sie sich einseitig im Kern, um sich während der Metaphase in die Äquatorialplatte einzuordnen. Die von den an die Zellpole gerückten Centrosomen ausgehende Strahlung greift an die Chromosomen, die in derselben Zahl vorhanden sind, wie in den Äquatorialplatten der ersten Reifungsteilung. Eine so exakte Einordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte wie bei der ersten Reifungsteilung ist bei der zweiten nicht der Fall. In der Anaphase kommt es zu einer Teilung der Chromosomen. Je die Hälfte der Chromosomen wird auf eine Tochterzelle übertragen. Die zweite Reifungsteilung ist also als die eigentliche Reduktionsteilung anzusprechen. Hier wird die diploide Chromosomenzahl auf die haploide reduziert. Die Chromosomen wandern nun auf den Spindelfasern hin an ihren entsprechenden Pol. Doch beginnen die Chromosomen nicht sämtlich zu gleicher Zeit mit dieser Wanderung, sondern eins schließt sich ans andere an, so daß schließlich die Chromosomen auf die Spindelfasern in ihrer ganzen Länge verteilt erscheinen. Man kann nicht besonders viele solcher Figuren wahrnehmen. Wahrscheinlich geht dieser Teilungsprozeß ziemlich schnell vor sich (Taf. V, Fig. 54—57).

In der Nähe des Centrosoms sammeln sich die Chromosomen. Sie bleiben fürs erste jedes einzelne in seiner Form erhalten, wie man, trotzdem daß sie dicht gedrängt liegen, ganz deutlich erkennen kann. Bald

umgeben sie sich mit einer Kernmembran. Das Chromatin beginnt sich gleichmäßig über den Kern zu verteilen. Nach dieser Teilung treten die Keimzellen in ein neues Stadium über, in das Stadium der Umwandlung zum Spermatozoon (Taf. V, Fig. 58).

Toyama und Munson nehmen an, daß bei der zweiten Reifungsteilung keine Teilung der Chromosomen stattfindet, sondern ein Sortieren und zwar in der Weise, daß die eine Hälfte der ursprünglichen Chromosomenzahl nach dem einen Pole, die andere nach dem anderen Pole gezogen wird. Diese Teilung fassen beide als Reduktionsteilung auf. Federley will die zweite Teilung als Querteilung auffassen. Dennoch scheint es ihm »wahrscheinlicher, daß es sich um eine Äquationsteilung handelt. Andere Beweise für die Auffassung, als daß die erste Teilung eine Reduktionsteilung ist, kann ich nicht erbringen.« Nach M. Cook verläuft die zweite Reifungsteilung bei *Callosamia promethea* longitudinal und »may be traced back to the longitudinal split of the spireme«.

Die durch die zweite Reifungsteilung entstandenen Spermatiden bleiben noch lange miteinander durch Verbindungsfasern im Zusammenhange.

f) Zur Frage des Heterochromosoms.

Trotz eingehendster Beobachtungen der Reifungsteilungen, insbesondere der Äquatorialplatten gelang es mir nicht, an *D. euph.* einen Dimorphismus der Keimzellen in bezug auf ihren Chromatingehalt festzustellen, wie es z. B. in vorzüglicher Weise an *Locusta viridissima* und vielen anderen Insekten möglich ist. In einigen Äquatorialplatten beobachtete ich ja ein 29. Chromosom, das vor allem durch seine geringe Größe auffiel. Dies dürfte aber wohl kaum als ein Heterochromosom anzusprechen sein.

Verschiedene Forscher wollen ein Heterochromosom bei Lepidopteren gefunden haben. Doch liegen bisher nur wenige, unsichere Angaben vor. Recht fraglich erscheint mir die Behauptung Mc. Clungs (1901): »I have personally observed it[1]) in the *Orthoptera*, *Hemiptera*, *Neuroptera*, *Coleoptera* and *Lepidoptera*, so that I do not question, that it is a constant element in the male germ of all insects«. Für *D. euph.* ♂ konnte ich keins feststellen und auch andere Beobachter berichten nichts über die Beobachtung eines solchen in ♂ Sexualzellen. Ja, in neuester Zeit haben theoretische Erwägungen zu dem Ergebnis geführt, daß, wenn überhaupt ein accessorisches Chromosom bei den Lepidopteren vorhanden sei, dies

[1]) = ein accessorisches Chromosom.

im Chromosomenbestande des Eies enthalten sein müsse. Auf Grund dieses Ergebnisses der Mendelschen Erblichkeitsforschung, das »im Gegensatz steht zu der Tatsache, daß alle cytologisch einwandfrei nachgewiesenen Geschlechtschromosomen sich im ♂ Geschlechte finden«, hat es Seiler unternommen, diese Annahme cytologisch auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen. In den Äquatorialplatten der Reifungsteilungen der Spermatocyten finden sich 28 Chromosomen. Eine ungleiche Verteilung des Chromatins vermag er bei beiden Spermatocytenteilungen nicht wahrzunehmen. Wohl aber bei der Eireifung. Hier zeigt die Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung 28 Chromosomen. An den Tochterplatten vermag er in der einen 28, in der anderen 29 Chromosomen zu finden. Dies 29. Chromosom der einen Tochterplatte hält er für das X-Chromosom, das sich während der Eireifung von dem großen Autosom abspaltet, im Hoden sich dagegen während der Samenreifung nie loslöst. Diese Erscheinung genügt ihm für die »Festlegung der Tatsache, daß *Phragmatobia fuliginosa* in bezug auf den Heterochromosomenbestand zweierlei Eier besitzt«. Damit hält er auch die von der Erblichkeitsforschung geforderte Digametie bei weiblichen Schmetterlingen wenigstens für einen Fall nachgewiesen.

Von Heterochromosomen im Hoden von Lepidopteren berichten Stevens (1906), der sie bei *Cacoecia cerasivorana* und *Vanessa antiopa* als ein Paar gleichgroßer Idiochromosomen beschreibt. Ähnlich liegen nach Dederer (1907) die Verhältnisse bei *Philosamia cynthia*, nach Marg. Cook (1910) auch bei *Callosamia promethea* und den anderen von ihr untersuchten Arten, und nach Doncaster (1910) bei *Abraxas grossulariata*. Diese Forscher finden bei ihren Objekten nach der Synapsis einen sphäroidischen, dunkelgefärbten Körper in dem schwach gefärbten Nucleus vor, gewöhnlich excentrisch gelegen. Wie sie an verschiedenen Zellen beobachten konnten, teilt sich dieser Körper, so daß er dann in der Zweizahl vorhanden ist. Die Teilung kann auch unvollständig sein; dann nimmt der Körper nur hantelförmige Gestalt an. Die erwähnten Forscher konnten keine ungleiche Verteilung des Chromosomenmaterials bei beiden Reifungsteilungen, darum auch keinen Dimorphismus der Spermatozoen feststellen. Sie sprechen darum auch dieses Gebilde nicht als ein accessorisches Chromosom im Sinne Mc. Clungs an, sondern als ein gleiches Paar von Idiochromosomen im Sinne Wilsons.

Bei *D. euph* ist, wie ausgeführt, während der Wachstumsperiode das Chromatin in einem Nucleolus aufgespeichert. Dieser verschwindet während der darauffolgenden Konjugation vollständig, ohne wieder aufzutreten. Falls in ihm ein solches Paar von Idiochromosomen wäre,

müßte dieses doch wenigstens bei der Chromatinabgabe übrig bleiben. Dies ist aber bei *D. euph.* nicht der Fall.

Mir erscheint die Annahme, daß die Idiochromosomen selbständige Gebilde seien, nach den Befunden an *D. euph.* beurteilt, als recht gewagt; ebenso gewagt erscheint mir die Annahme, daß sie in ebensolcher Beziehung zur Geschlechtsbestimmung stehen wie das ungleiche accessorische Chromosom.

B. Die Samenbildung.

Die Spermatide.

Im ersten Teile hatte ich Gelegenheit genommen, das wichtige und interessante Verhalten der chromatischen Substanz von den Spermatogonien bis zur letzten Reifungsteilung zu verfolgen. Im folgenden Teile will ich auf die Spermatogenese im engeren Sinne eingehen, auf die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon. Dabei werde ich zugleich auch die Plasmabestandteile mit behandeln und zwar auch im Rückblick bis auf die Spermatogonien.

1) Das Verhalten der chromatischen Substanz.

Nach den Reifungsteilungen treten die Keimzellen als Spermatiden in ein neues Stadium ein. Dies macht sich fürs erste durch eine Umgestaltung der gesamten Cyste bemerkbar. In der Cytocyste liegen die Spermatocyten regelmäßig an der ganzen Peripherie der Cyste verteilt. Beim Beginne der Spermatidenbildung treten eine Anzahl der jungen Spermatiden in den Hohlraum der Cyste, regellos in derselben liegend. Dieser Zustand hält nicht lange an. Er bildet nur den Übergang zu einer völligen Umlagerung der Keimzellen in der Cyste. Die Spermatiden, die inzwischen schon eine etwas längliche Gestalt angenommen haben, lagern sich so, daß sie ihr dickeres, den Kern enthaltendes Ende der einen und ihr schmäleres, den zukünftigen Schwanz ergebendes Ende der entgegengesetzten Seite der Cyste zukehren. Diese Umlagerung ruft in den Cystenzellen eine intensive Veränderung hervor, auf die hinzuweisen ich schon Gelegenheit hatte.

Der Kern.

Die bei der zweiten Reifungsteilung in die Spermatiden verteilten Chromosomen lagern sich unweit des Centrosoms zu einem Haufen, der sich bald mit einer Kernmembran umgibt. Das Chromatin verteilt sich sehr bald darin, so daß ein bläschenförmiger Kern entsteht, der an dem vorderen, verdickten Ende der Spermatide, in der Nähe der Cystenwand gelegen ist. Auffällig ist die verhältnismäßig gering erscheinende Masse

des Chromatins, das fein verteilt ist. Mit fortschreitender Entwicklung beginnt das Chromatin sich einseitig an einer Seite des Kernes anzusammeln und zwar an der Kernwand, die gegen den sich bildenden Schwanzfaden hin gerichtet ist. Bald legt sich das Chromatin, das inzwischen zu einem einheitlichen Körper verklumpt ist, breit dieser bezeichneten Kernwand an und höhlt sich, von innen gesehen, schüsselförmig aus, oder auch, es nimmt die Gestalt einer Kugelkappe an. Auf manchen Schnitten kommt darum manchmal eine mondsichelförmige Gestaltung des Chromatins zur Ansicht. Nach einiger Zeit ballt es sich völlig zusammen, bis schließlich eine kugelförmige Masse von verhältnismäßig geringer Größe entstanden ist. Die Chromatinkugel hat eine glatte Oberfläche. An der Masse selbst eine Segmentierung wahrzunehmen, ist unmöglich. Die Kernmembran, an deren dem Schwanzteil zugekehrten Seite die Chromatinmasse sitzt, bleibt in ihrer Größe erhalten, so daß es den Anschein hat, als umspanne sie außer dem Chromatin auch eine große Vacuole (Taf. V, Fig. 59—69).

2) Der Nebenkern oder Mitochondrienkörper.

In den Spermatiden tritt in der Zellstruktur eine besonders auffällige Erscheinung auf. Hier zeigt sich neben dem Chromatinkern noch ein scharf tingiertes Gebilde von bedeutender Größe und starkem cytoplasmatischen Färbvermögen: Der Nebenkern oder der Mitochondrienkörper. Selbst an der ungefärbten Spermatide kann er deutlich wahrgenommen werden, besonders auf dem mittleren Spermatidenstadium. In seiner Größe übertrifft er bei weitem den Kern. v. La Valette St. George beschrieb ihn 1867 unter dem Namen »Nebenkern« als einen neben dem Kern liegenden, mehr oder weniger glänzenden Körper. Den Ursprung führt er auf die schon in den Spermatogonien sichtbaren »Cytomitosomen« zurück, Gebilde, die später von Benda bei verschiedenen Tierarten als »Mitochondrien« bezeichnet wurden. Diese Bezeichnung ist die jetzt allgemein für dieses eigenartige Zellelement gebräuchliche.

Die Mitochondrien kann man bei *D. euph.* bis auf die Spermatocyten erster Ordnung zurückverfolgen bis in die Wachstumsperiode hinein. Hier finden sich die Mitochondrien um den Kern herum gelagert, gewöhnlich an der der Cystenwand zugekehrten Zellbasis stärker angehäuft. Sie erweisen sich als längere, gestreckte, vielfach auch gewundene Fäden. Diese kontrahieren sich mit fortschreitender Entwicklung der Spermatocyten. Am Beginne der ersten Reifungsteilung haben sie Bläschenform angenommen, von der Meves feststellen konnte, daß ihr heller Inhalt von einer dunkel gefärbten Membran umgeben wird (Taf. III—V, Fig. 30—58).

Während der Teilung geben sie ihre Bläschenform auf und strecken sich in die Länge. Dabei treten wahrscheinlich die einzelnen Mitochondrien in direkte Verbindung miteinander. Mit fortschreitender Teilung strecken sich auch die Mitochondrien mehr und mehr, bis sie schließlich zu feinen Fäden ausgespannt erscheinen. In diesem Zustande wandert der helle Inhalt der Mitochondrien an die Enden der Fäden bis in unmittelbare Nähe des Chromatins, das nunmehr nach der Teilung in die Nachbarschaft des Centrosoms gelangt ist. Hier häuft sich der helle Inhalt an. Vielfach fließt er zu größeren Bläschen zusammen, so daß die Enden stark aufgetrieben erscheinen. Die dunkle Schalensubstanz, die sich parallel den Spindelfasern gelagert hat, bildet nach längerer Zeit den Zusammenhalt der entstandenen Tochterspermatocyten. Schließlich begibt sie sich ganz in die Spermatocyte zweiter Ordnung. Hier bilden sie sich wieder zu ähnlich geformten Mitochondrien um, wie in den Spermatocyten erster Ordnung. In der zweiten Reifungsteilung verhalten sich die Mitochondrien ganz entsprechend wie während der ersten Reifungsteilung.

Nach der zweiten Reifungsteilung bilden sich die Mitochondrien nicht mehr zu den bläschenförmigen Gebilden zurück. Die resultierenden Spermatiden bleiben noch längere Zeit im Zusammenhange und zwar durch Spindelfasern und durch die fädige Schalensubstanz der Mitochondrien (Taf. IV—V, Fig. 50—53, 56—58).

Die helle Innensubstanz liegt in längeren Strängen zwischen den Fäden der Schalensubstanz. Nach der Trennung der Spermatiden konzentriert sich die gesamte Mitochondrienmasse zu einem abgerundeten Körper, der in unmittelbarer Nähe des Chromatinkerns gelegen ist und zwar in Richtung auf den Schwanzteil. Dieser Mitochondrienkörper erscheint hier, da die helle Innensubstanz sich inzwischen kontrahiert hat, wie von vielen kleinen Vacuolen durchsetzt. Bald erscheinen auch an der Peripherie solche vacuolenähnliche Bildungen, hervorgerufen durch die helle Innensubstanz, die aus dem Gewirr heraustritt. Diese Bläschen an der Peripherie nehmen mehr und mehr an Größe zu, indem immer mehr Innensubstanz an die Peripherie tritt. Die Bläschen sind mit einer festen Membran umgeben. Je mehr Innensubstanz in die Bläschen tritt, um so mehr werden diese aneinander gedrängt. Dies führt soweit, daß die helle Außenschicht wie von einer gemeinsamen Membran umgeben erscheint, von der aus die eng aneinander geschmiegten Bläschenwände wie feste Balken nach der im Innern liegenden, dunklen, konzentrierten Schalensubstanz zu greifen scheinen. Allmählich schwinden auch diese Verbindungen, so daß schließlich der dunkle Innenkörper wie von einem hellen

Hofe umgeben erscheint. Nur einen Fortsatz behält der Innenkörper. Dieser ist nach dem Chromatinkern gerichtet, mit dem er in engster Verbindung steht. Auffällig ist, daß gerade auf diesem Stadium der Mitochondrienkörper starkes Färbvermögen namentlich auch durch Kernfarbstoffe aufweist. Unter stärkeren Vergrößerungen erweist sich der Innenkörper als aus feinsten Fäden zusammengesetzt.

Im großen ganzen stimmen die Befunde an *D. euph.* mit den Befunden von Meves an *Pygaera* überein.

Der »Nebenkern« oder Mitochondrienkörper hat in den Keimzellen der Lepidopteren von den verschiedenen Forschern verschiedene Deutung erfahren.

Toyama gibt die erste nähere Beschreibung. Er findet in den Spermatocyten von *Bombyx mori* am Ende der Wachstumsperiode zwischen Kern und Cystenwand eine Anhäufung von Mikrosomen, von denen er sagt, daß sie allem Anschein nach den von v. La Valette bei *Forficula* beschriebenen gleichen. Noch in der ruhenden Zelle soll sich diese Anhäufung in ein Faserbündel umwandeln, das an eine achromatische Spindel erinnert. Dieser Befund Toyamas gleicht im allgemeinen den Befunden an *Pygaera* und *D. euph.* Doch weicht Toyama in der weiteren Darstellung ab: Das Faserbündel soll sich dem Kern nähern und sich mit den »Attraktionssphären«, die zu beiden Seiten des Kernes liegen, zu einer Spindel verbinden, die »aus zwei polaren, mit Hämatoxylin schwach färbbaren Teilen und einem äquatorialen, stark färbbaren Teile besteht«. Nach der zweiten Reifungsteilung ziehen sich die Fasern zusammen, werden dicker und bilden schließlich eine körnige Kugel, die von »freiem« Plasma umgeben ist. Toyama beobachtet auch die von der äußeren Membran nach dem dunklen Innenteil reichenden Fortsätze, die verschwinden, wenn dieser sich verlängert. Ähnlich wie Toyama hat schon vor diesem Platner (1889) den Nebenkern von den Spindelfasern abgeleitet.

Diese Auffassung von Platner und Toyama kehrt später bei Munson (1906) und Marg. Cook (1910) wieder. Munson geht bei der Besprechung des Nebenkerns von *Papilio rutulus* auf die Spindeln der ersten und zweiten Reifungsteilung zurück. Er nimmt an, daß die erste Reifungsspindel gänzlich vom Kern gebildet wird und daß jede Spindelfaser mit einem Chromosom verbunden ist. In der zweiten Reifungsteilung dagegen sind nur die centralen Spindelfasern an die Chromosomen angeheftet, während die peripheren keine Verbindung mit ihnen eingehen. Dies veranlaßt ihn zu der Annahme, daß »these two parts of the spindle have different origins; the outer »mantle fibers«, being derived from the

persistent intermediate fibers of the first spindle, while the central spindle is derived, partly at least, from the chromosomes«. Dieser Unterschied im äußeren und inneren Teile der zweiten Reifungsspindel wird besonders auffällig entweder noch vor oder erst nach der Vollendung der letzten Teilung. Ehe sich nämlich die zwei Spermatiden endgültig trennen, löst sich (»melts«) der periphere Teil der Spindel auf durch Aufbrechen in Körner. Die Centralfasern bleiben fortbestehen bis zur schließlichen Zusammenziehung des Cytoplasmas. Sodann ziehen sie sich nach Vollendung des Aufbrechens der peripheren Fasern in Körner zusammen und lagern sich in das Zentrum der Spermatide. Hier bilden sie einen homogenen, archoplasmaähnlichen Körper dicht an den Chromosomen, die eine Kernmembran zu bilden beginnen. Die körnigen Gebilde des peripheren Spindelteiles liegen in einem Ring um diesen centralen, archoplasmatischen Teil, den eigentlichen »Nebenkern«, dessen konzentrische Streifung allmählich verschwindet. Vergleichen wir dies Gebilde der Spermatiden von *Pap. rut.* mit dem Mitochondrienkörper bei *Pygaera* und *D. euph.*, so ist es nicht schwierig, den centralen, archoplasmatischen und den peripheren, körnchenförmigen Teil des »Nebenkerns« mit dem centralen, aus der dunklen Schalensubstanz und dem peripheren, aus der hellen Innensubstanz der Mitochondrien entstandenen »Mitochondrienkörper« zu identifizieren.

Auch Marg. Cook (1910) führt die Entstehung des Nebenkerns auf die Reifungsspindeln zurück. Sie findet an allen untersuchten Saturniden und *Acronycta*, daß nach der zweiten Reifungsteilung das Spindelfasermaterial bestehen bleibt, sich nach der Bildung der Spermatiden in eine sphärische Masse an dem proximalen Pole des Kernes sammelt, um damit den Nebenkern zu bilden, der später als »eine innere Schwanzmembran« zur Umhüllung des Axialfilamentes Verwendung findet. Die als Mitochondrien bezeichneten Zellelemente kann sie an den untersuchten Saturniden nicht finden.

Federley geht auf den Nebenkern nicht weiter ein, da er hauptsächlich die chromatischen Strukturen der Untersuchung unterzieht. Ihm scheint es, »als ob sowohl der Rest der Spindeln als auch die Mitochondrien an dem Aufbau desselben teilnähmen«.

3) Die Centrosomen.

Die Centrosomen kann man bis auf die Spermatogonien zurückverfolgen. Allerdings vermag man sie nur während der Spermatogonienteilung als zwei winzige Gebilde an den Spindelpolen zu erkennen. Während des Ruhestadiums sind sie im Plasma nicht zu sehen. Erst auf dem

Wachstumsstadium, also dem Stadium der jungen Spermatocyte treten sie klar und deutlich in die Erscheinung. Beim Beginne der Wachstumsperiode zeigen sich im Plasma der Spermatocyten in der Nähe des Kernes zwei kleine, durch eine hellere Färbung auffallende, hantelförmige Gebilde, die mit fortschreitender Entwicklung der Keimzelle sich mehr und mehr vom Kern entfernen und an die Peripherie wandern, gewöhnlich nach der dem Cysteninneren zugekehrten Seite. Je mehr sich diese, als Idiozom bezeichneten Gebilde der Zelloberfläche nähern, um so mehr differenzieren sich in ihnen je zwei V-förmig aneinander gelagerte Centrosomen, deren Schenkeln je ein feiner Achsenfaden in den Cystenhohlraum zu entwächst. Dieser Achsenfaden ist am Ende mit einem Plasmaklümpchen versehen, das besonders kurz vor dem Beginne der Reifungsteilungen seine stärkste Ausbildung erlangt, bald aber, und zwar noch vor den Reifungsteilungen, wieder stark rückgebildet wird. Vielfach bleibt es als ein dunkler Belag an dem gleichsam verdickten Cilienende erhalten. Zu der Zeit, in der sich die Plasmaklümpchen an den Enden der Cilien befinden, sind diese besonders klar und deutlich zu erkennen; vor allem fällt auch auf diesem Stadium die Größe der Centrosomen auf. Allem Anschein nach dient das Plasmaklümpchen der Ernährung der Cilien (Taf. III—V, Fig. 30—58).

Währenddem ist der helle Hof um die Centrosomen geschwunden. Diese entfernen sich etwas voneinander, begeben sich weiter ins Plasma und wandern in diesem in entgegengesetzter Richtung hin an die Pole der ersten Reifungsspindel. Bald, nachdem sie hier angelangt sind, bildet sich um sie eine feine Strahlung, die mehr und mehr fortschreitet und zur Zeit der fertigen Teilungsspindel ihre höchste Ausbildung erreicht. In manchen Spermatocyten bildet sich schon während der Centrosomwanderung diese Strahlung. Der Achsenfaden scheint auch während der ersten Reifungsteilung vorhanden zu sein. Es läßt sich dies nicht mit Bestimmtheit feststellen, weil auf diesem Stadium die Centrosomen gewöhnlich in dem den Nachbarzellen zugewandten Plasmateile gelegen sind, die Cilien darum nicht direkt nach dem Cystenlumen weisen. Das Centrosom scheint auf diesem Stadium etwas an Größe abgenommen zu haben. Kurz nach Vollendung der Metaphase der ersten Reifungsteilung brechen die Centrosomen in Einzelcentrosomen auf. Sie kontrahieren sich zu gedrungenen Stäbchen und begeben sich an die Spindelpole der zweiten Reifungsteilung. Sie sind hier, wie auch in den aus der zweiten Reifungsteilung resultierenden Spermatiden in vielen Fällen deutlich zu sehen. In der Spermatide liegt das Centrosom in der Nähe des Kernes an der dem Mitochondrienkörper entgegengesetzten Seite. Diese Lage verläßt es bald und wandert

um den Kern herum hin nach dem Mitochondrienkörper, um zwischen diesem und dem Chromatinkern seine endgültige Lage einzunehmen. Vielfach entgeht es hier der Beobachtung, da es zwischen dem dunkelgefärbten Kern und dem dunklen Innenteil des Mitochondrienkörpers liegt. Der Achsenfaden, der erst aus der Zelle frei ins Cystenlumen reichte, wird in das Zellplasma hineingezogen bis hin an den Mitochondrienkörper, von dem er schließlich umwachsen wird. Am Beginne der Längsstreckung der Spermatide tritt der Achsenfaden meist am Schwanzende über die Zellgrenzen hinaus (Taf. III—V, Fig. 30—69).

Die Centrosomen haben das Interesse der Forscher vor allem angeregt, was sich aus ihren ausführlichen Mitteilungen über diese leicht schließen läßt. In der Hauptsache stimmen die Befunde an *D. euph.* mit den Befunden von Meves und Federley an *Pygaera*arten überein. Die Befunde von Marg. Cook an den von ihr untersuchten Lepidopteren weichen nur wenig ab. Sie vermag die Centrosome schon vor der letzten Spermatogonienteilung als winzige Gebilde zu erkennen, die neben dem Nucleolus gelegen sind, sich teilen und nach entgegengesetzten Polen sich bewegen. Nach vollendeter Teilung treten sie klar und deutlich hervor, ebenso auch auf allen Stadien der weiteren Entwicklung der Keimzellen.

Aus ihren Beobachtungen glaubt sie entnehmen zu können, »that the centrosome is entitled to the rank of a permanent cell organ«. Was die Gestalt der Centrosomen der Keimzellen der von ihr untersuchten Schmetterlinge betrifft, kann sie diese nur als kleine einfache Gebilde erkennen, an denen sie ein Flagellum zu unterscheiden vermag. Diese von Cook beobachtete Form konnte Henneguy (1898) für *Bombyx mori* feststellen, der in den Spermatocyten zwei rundliche, höchstens leicht verlängerte, aber voneinander unabhängige Körperchen fand. Während der ersten Reifungsteilung vermag sie nicht mehr den aus den Centrosomen ragenden Achsenfaden zu erkennen.

Munsons Befunde weichen stark von den geschilderten ab. Er findet schon in den ersten Spermatogonien von *Papilio rutulus* eine besonders gefärbte Masse, die er Archoplasma nennt. Beim Beginne der Teilung verlängert und teilt sich diese. Jede Hälfte bewegt sich nach einem entgegengesetzten Pole des Kernes, wo zwei große Sterne mit winzigen, aber deutlichen Centrosomen sich entwickeln. Diese Erscheinung kehrt bei den schnell aufeinander folgenden Teilungen wieder. In der ruhenden Spermatocyte findet er die Centrosomen gewöhnlich am Nucleus. Er erkennt sie leicht durch »an indentation«, die sie in den Kernen verursachen. Beim Beginne der ersten Reifungsteilung rücken die Centrosomen auseinander hin zu ihren entsprechenden Polen. Er erwähnt nichts von

Achsenfäden, die nach übereinstimmendem Urteil der anderen Forscher an ihren Objekten wenigstens immer zu finden sind.

Auf dem Stadium der Spermatide ist das Centrosom verschieden gedeutet worden. Ausführlicher äußert sich PLATNER. Er erkennt das Centrosom als einen wesentlichen Bestandteil der Spermatide des *D. euph.*-Hodens. Um dies Centrosom hat sich die Asterstrahlung rückgebildet. Er bemerkt auch den Achsenfaden, den er aber nicht in Beziehung zum Centrosom bringt. Dieses liegt der Kernmembran dicht an, bald an dem oberen Teile, d. h. der dem Ansatze des Achsenfadens entgegengesetzten Seite derselben, bald mehr seitlich. »In den meisten Fällen tritt es dem Beschauer an der hellen Innenfläche entgegen, geeignete Schnitte aber zeigen, daß es draußen liegt.« Bei der Umbildung der Spermatide zum Spermatozoon wandert es vor den Kern, wo es endgültig gelagert bleibt. MUNSON konnte ähnliches feststellen. Auch er findet, daß das Centrosom, das zunächst mit dem Nebenkern assoziiert ist, in der Umbildungsperiode endgültig vor den Chromatinkern plaziert wird. MEVES berichtet kurz, daß auf diesem Stadium bei *Pygaera* der Achsenfaden durch die Vermittlung des Centralkörpers mit dem Kern in Verbindung tritt. MARG. COOK findet das Centrosom in den Anfangsstadien der Spermatide in einer archoplasmischen Masse vor den Kern plaziert. Zugleich bemerkt sie auch das Flagellum. Während sich die Spermatide entwickelt, wandert das Centrosom herum und begibt sich in seine endgültige Position zwischen Kern und Nebenkern. Der Achsenfaden durchwächst den Nebenkern und das spärliche Plasma. Sobald er über die Zellgrenzen hinauswächst, beginnt die Spermatide sich ins Spermatozoon umzuwandeln.

Auch FEDERLEY findet an *Pygaera* das Centrosom ursprünglich vor dem Kern. Bald wandert es nach hinten und lagert sich zwischen Kern und Nebenkern. Hier vermag er das Centrosom nur schwer zu entdecken, obwohl der Achsenfaden immer scharf hervortritt.

4) Das Spitzenstück oder Acrosom.

In der Spermatide tritt als ein neuer Zellteil das zukünftige Spitzenstück auf. Es liegt in allernächster Nähe des Chromatinkerns und des Mitochondrienkörpers. Je weiter die Umbildung des Mitochondrienkörpers vor sich geht, umso besser wird es sichtbar, da es an Größe zunimmt und sich intensiver färbt. Über den Ursprung läßt sich mit Sicherheit nichts feststellen. Ich glaube, daß man es als eine kompakte Anhäufung der Centralspindelfasern, die von der letzten Reifungsteilung her restieren, ansprechen kann. Diese sind zwischen den Mitochondrien ge-

lagert kurz nach der Teilung. Bei der Umbildung derselben zum Mitochondrienkörper treten sie aus diesem heraus und bilden einen gedrungenen Körper von kugeliger oder ovaler Form, dessen innerer Teil manchmal von einer Membran umspannt erscheint, die eine Vacuole einschließt.

Nach Platner und Munson wird das Centrosom zum Spitzenstück. Nach Federley entsteht es ausschließlich aus Cytoplasma. Seiner Meinung nach bildet es sich erst, wenn der Kern von der sphärischen zur ovalen, gestreckten Form übergeht. Dieselbe Auffassung findet sich auch bei M. Cook, die ausführlicher das Acrosom beschrieben hat. Sie findet, daß es aus modifiziertem Plasma gebildet wird und daß es aus zwei Teilen besteht: einem deutlichen Bläschen und einem dunkleren Körper (Taf. V, Fig. 61—69).

Die Umformung der Spermatide in das Spermatozoon.

Die Umbildung der Cyste geht auf diesem Stadium noch weiter. Sie streckt sich auffallend stark in die Länge, bis sie schließlich zu einem langgestreckten Hohlcylinder umgewandelt erscheint. An dem einen Ende liegt die große, mit einem deutlich erkennbaren Kern ausgestattete Kopfnährzelle. Doch verliert sie mit der Zeit etwas an Größe. Ebenso geht es den übrigen Cystenzellen, deren Kern vor allem rückgebildet und deren Plasma durch die Längsstreckung zu einer äußerst feinen, das Spermatozoenbündel rings umhüllenden Membran ausgespannt wird. Sind die Spermatozoen voll herangereift, so ist die ernährende Tätigkeit der Cystenzellen nicht mehr nötig. Darum tritt auf diesem Stadium eine sehr starke Rückbildung derselben ein, die schließlich im Imagohoden zu völligem Schwinden führt. Nur die Kopfnährzelle bleibt noch längere Zeit erhalten. Doch auch sie schwindet schließlich vollkommen. Daher erklärt es sich, daß zahlreiche reife, isolierte, unregelmäßig verteilte Spermatozoen den Imagohoden und die Ausführgänge füllen.

Diese Längsstreckung der Cystenhülle wird bedingt durch die Umformung der gedrungenen Spermatide in das fadenförmige Spermatozoon. An dieser Umformung nehmen sämtliche Keimzellelemente, wahrscheinlich mit Ausnahme des Centrosoms, teil.

1) Der Kern.

Kurz nachdem sich das Chromatin der Spermatide zu dem kugeligen Gebilde zusammengeballt hat, beginnt die Kernmembran, sich in die Länge zu strecken. Mit ihrer Streckung hält sie gleichen Schritt mit der des Plasmas. Allmählich entsteht so aus der Kernmembran eine Röhre, die

vorn in eine Spitze ausläuft und an deren einem, dem Schwanzteil zugekehrten Ende das Chromatin sitzt. Es beginnt nunmehr, sich aus der Zusammenballung zu lösen und in feine Körnchen aufgelöst, die Kernperipherie in der Nähe seiner Lagerung zu überziehen. Von hier aus wendet es sich allmählich der Spermatidenspitze zu und überzieht die Gesamtoberfläche der Kernmembran. Oft kann man es auch vor dieser Verteilung an der Seitenwand sitzend finden. Die Streckung schreitet weiter fort. Die Kernmembran bildet nunmehr eine dünne, von vorn nach hinten gleichmäßig mit Chromatin versehene, gerade verlaufende Röhre. Diese verdünnt sich mehr und mehr, bis sie sich schließlich im Spermatozoon zu einem äußerst feinen Faden, dem Spermatozoonkopf kontrahiert hat, der sich stark mit Heidenhains Hämatoxylin färbt, so daß er leicht im Spermatozoenbündel erkannt werden kann. Die Länge, zu der der Kern am reifen Spermatozoon auswächst, ist im Verhältnis zu den übrigen Zellbestandteilen eine entsprechende. Sie mag ungefähr den 10.—12. Teil der Gesamtlänge betragen. Auffällig ist die Regelmäßigkeit dieser Kerne, ihre vollkommen parallele Anordnung, ihr homogenes Aussehen und die gleichmäßige Färbung (Taf. V, Fig. 59—75).

Munson glaubt, an der Chromatinsubstanz mancher Spermatozoen von *Pap. rut.* eine starke Lageverschiebung feststellen zu können. Er sah, daß sich das Chromatin in Richtung der Kopfnährzelle der Cyste kontrahierte, so daß der langgestreckte Kern wiederum gedrungene Form annahm. Er hält die zu diesem Stadium vorgeschrittenen Spermatozoen erst für voll ausgereift. Eine derartige Beobachtung läßt sich an *D. euph.* nicht machen Auch andere Beobachter geben nichts Entsprechendes von den von ihnen untersuchten Objekten an.

2) Der Mitrochondrienkörper.

Auch der Mitochondrienkörper streckt sich bedeutend in die Länge am Achsenfaden entlang. Mit einem feinen Fortsatz bleibt er in Verbindung mit dem Kern. In manchen Spermatiden breitet sich der Nebenkern in gleicher Stärke entlang des Achsenfadens aus. In anderen scheint er zu Klumpen zusammengeballt am Achsenfaden entlang mehr und mehr der Schwanzspitze zuzuwandern, nur einen am Kern haftenden schmalen Strang, der den Achsenfaden umhüllt, zurücklassend. Dies scheint in der Hauptsache der Fall zu sein. An nur mit Alkohol konservierten Hoden erscheint der abgewanderte Mitochondrienkörper nach Färbung mit Heidenhains Hämat. besonders stark differenziert. An schon sehr lang gestreckten Spermatiden erscheint er, zumal er schon viel Material zur Umhüllung des Achsenfadens abgegeben hat, wie ein Kern,

dessen Chromatin zu einem einheitlichen Gebilde zusammengedrängt liegt. Dies Aussehen ist geeignet, zu Irrtümern zu führen.

Außer der Umhüllung des Achsenfadens hat der Mitochondrienkörper wahrscheinlich auch eine ernährende Funktion.

Je mehr sich die Spermatide streckt, um so dünner wird die Umhüllung. Schließlich entgeht sie völlig der Beobachtung (Taf. V. Fig. 66—75).

Der um den Mitochondrienkörper in der jüngeren Spermatide vorhandene helle, umgebende Saum verlängert sich mit dem dunklen Innenteil. Er schwindet bald vollkommen. Um den Mitochondrienkörper liegt das Plasma in einem äußerst dünnen Überzug.

Den hier geschilderten Verlauf konnten auch PLATNER, MEVES und HENNEGUY feststellen. Die beiden letzteren vermochten außerdem während der Streckung des Mitochondrienkörpers zu beobachten, daß dieser sich am Ende in zwei oder mehrere Fäden auflöste, die den Achsenfaden rings umgeben und parallel mit ihm nach hinten verlaufen.

Eine ausführliche Darstellung des Verhaltens des Nebenkerns in dieser Periode hat MUNSON gegeben. Er ist zu wesentlich anderen Resultaten gekommen. Er beobachtet, daß der in der jungen Spermatide homogene Nebenkern während der Umbildungsperiode allmählich körnig wird und ovale Form annimmt. Auf diesem Stadium verläßt er den Kern und wandert an dem Achsenfaden hinab. Er erkennt in ihm deutlich eine Masse von Körnern, die in eine Flüssigkeit gelagert ist. In regelmäßigen Abständen sammeln sich an einigen Stellen des Achsenfadens diese Körner an und veranlassen hier Schwellungen. Dies vermochte er besonders gut an lebendem Material zu beobachten. Er hält die Schwellungen für zeitweise Anhäufungen von »Cytolymphe«. Die Körner dienen seiner Meinung nach der Ernährung des Spermatozoons. FEDERLEY bemerkt nur kurz, daß der Nebenkern sich aufzulösen scheint.

3) Das Centrosom und der Achsenfaden.

Das Centrosom behält seine Lage zwischen Kern und Mitochondrienkörper. Es ist schwer festzustellen, in den späteren Stadien der Umwandlung überhaupt nicht mehr. Es scheint hier in eine feste Verbindung mit dem Kern eingegangen zu sein. Dafür ist der Achsenfaden um so deutlicher zu erkennen. Er ist in der Einzahl vorhanden; in einigen Fällen zeigten sich am Anfange desselben zwei Fäden, die bald zu einem zusammentreten. Er geht durch den Mitochondrienkörper hindurch und hat meist noch einen Fortsatz über das Zellplasma hinaus. Mit wachsendem Achsenfaden verlängert sich auch die Spermatide. Je weiter die Umwandlung

zum Spermatozoon fortschreitet, um so weniger ist er in der Seitenansicht zu erkennen. Nur auf Querschnitten kann man ihn als ein feines, von Zellplasma umgebenes Pünktchen finden (Taf. V, Fig. 66—75).

Wie MEVES feststellen konnte, verläuft der Achsenfaden nicht im Innern des Nebenkerns, sondern immer über die Oberfläche desselben und zwar bis zu dessen hinterer Spitze, die in den Faden gleichsam ausgezogen ist.

PLATNERS und MUNSONS Ansicht über die endgültige Lage des Centrosoms hatte ich schon Gelegenheit auszuführen.

In bezug auf den Ursprung des Achsenfadens werden zwei Ansichten vertreten, die beide große Wahrscheinlichkeit haben, für die sich aber bei der Winzigkeit des Objektes kein Beweis erbringen läßt. Die einen nehmen an, daß er gleich den Spindelfasern und Astralstrahlen durch Differenzierung des Zellplasmas gebildet wird. Die zweite Ansicht vertreten MEVES und COOK. MEVES glaubt nach seinen Beobachtungen an *Pygaera* annehmen zu dürfen, daß die Achsenfäden der Schmetterlingsspermatocyten und -spermatozoen »extracellulär gewordene Mitomfäden darstellen«. Und MARG. COOK meint, daß der frühzeitige Versuch des Centrosoms bei den Spermatocyten erster und zweiter Ordnung ein Flagellum zu bilden, wie sie bei Saturniden, bei *T. archippus* und *P. cresphontes* feststellen konnte, der Ansicht Gewicht verleiht, daß wenigstens bei den Lepidopteren das Herauswachsen des Axialfilamentes aus dem Centrosom der Formation der Spindelfasern und Astralfasern vergleichbar ist.

Allgemein scheint nur ein Achsenfaden in jeder Spermatide enthalten zu sein. FEDERLEY hat an *Pygaera*, allerdings nur äußerst selten, auch zwei derselben in einem Schwanzstück zu beobachten vermocht. Bei Bastarden konnte er sie dagegen als eine sehr häufige Erscheinung feststellen.

Eigenartig ist wiederum der Befund MUNSONS an *Pap. rut.* Er findet, daß bei der Umwandlung der Achsenfaden aus dem Nucleus der Spermatide herauswächst. Er glaubt, daß anfangs drei oder vier solcher Fasern vorhanden sind, die sich bald zu einem vereinigen. Hin und wieder vermag er auch am Ende eine Aufteilung in die zusammensetzenden Fibrillen wahrzunehmen.

4) Das Spitzenstück.

In der Umbildungsperiode verläßt das in der Nähe von Kern und Nebenkern liegende Acrosom seinen Platz und wandert an den Kopfpol der Spermatide. Dies geschieht zu der Zeit, in der die sphärische Kern-

membran sich in die Länge zu strecken beginnt. Mit der Streckung des gesamten Spermatidenkörpers wächst das Acrosom zu einem feinen Faden aus, der in das Plasma der Kopfzelle der Cystenhülle bis fast an den Kern hineinragt. Hier geht es in eine innige Verbindung mit dem Plasma der Cystenzelle ein, so daß vielfach die Grenzen völlig verschwinden. Diese Tatsache läßt die Vermutung aufkommen, daß das Spitzenstück der Kopfnährzelle der Cyste Nahrungsstoffe entnimmt und an die übrigen Zellelemente des entstehenden Spermatozoons abgibt. Federley findet, daß das Spitzenstück zur Zeit der stärksten Nahrungsproduktion in der Nähe des Kerns eine vacuolenähnliche Auftreibung zeigt, die später wieder verschwindet. Er vermutet, daß sie als eine Art Nahrungsvacuole funktioniert (Taf. V. Fig. 66—75).

Das reife Spermatozoon.

Das reife Spermatozoon ist ein feines, sehr lang ausgestrecktes haarförmiges Gebilde, an dem Sonderbildungen wie z. B. Säume, Spiralen usw. mit den von mir gebrauchten Vergrößerungen nicht wahrzunehmen sind. Kopf- und Schwanzstück lassen sich dabei leicht unterscheiden, das Mittelstück dagegen nicht. Es liegt eng dem Chromatinkern des Kopfstückes an, ebenso gefärbt wie dieser. Das Kopfstück ist zusammengesetzt aus dem Spitzenstück oder Acrosom, das aus Centralspindelresten der zweiten Reifungsteilung seine Entstehung nimmt, und dem Kern, der aus Chromatin gebildet wird. Das Centrosom bildet das Mittelstück. Von ihm aus ragt der Achsenfaden in den Schwanzteil. Hier wird er mantelförmig umschlossen von einer Mitochondrien- und Zellplasmaschicht, deren Schichtung infolge der geringen Stärke nicht mehr zu erkennen ist (Taf. V. Fig. 75).

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1) Die Hoden von *Deilephila euphorbiae* werden paarig angelegt. Beim Beginne der Verpuppung treten die beiden nierenförmigen, aus je vier Follikeln bestehenden Hälften zu einem unpaaren Hoden zusammen, der gegen Ende der Verpuppung eine eigenartige Verdrehung erfährt.

2) Der mit Tracheen reich versehene Hoden wird von einer äußeren und einer inneren Membran eingeschlossen. Die innere Membran ist mit Pigment und Nahrungsstoffen reich versehen. Sie ist selbständig den gesamten Hodeninhalt ernährend tätig.

3) Die Ausführgänge, anfangs solide, durchsichtige Zellstränge, teilen sich im Hoden in vier Einzelgänge, deren jeder trichterförmig im Follikelgrunde sitzt.

4) Die Spermareife dauert sehr lange. Erst 4—2 Wochen vor dem Ausschlüpfen sind reife Spermatozoen zu finden.

5) Jeder Follikel enthält eine VERSONsche oder Apicalzelle, die aus einer modifizierten Spermatogonie entsteht. Sie reguliert durch eine spezifisch ernährende Funktion den Entwicklungsgang der Keimzellen. Die Keimzellen sind in jedem Follikel in einigermaßen gesetzmäßiger Weise um die VERSONsche Zelle gelagert.

6) Die Spermatogonien durchlaufen 5—6 Vermehrungsteilungen. Während des jeweiligen Ruhestadiums wird das Chromatin in Nucleolen aufgespeichert.

7) Die Cystenhüllzellen entstehen aus modifizierten Spermatogonien. Der Grad der Ernährung entscheidet über die Weiterentwicklung als eigentliche Keimzelle oder als Cystenzelle.

8) In der Synapsis treten wahrscheinlich die Chromosomen zu einem einheitlichen Faden zusammen.

9) In der anschließenden Wachstumsperiode wird längere Zeit das Chromatin in Nucleolen aufgespeichert. Der Kern, vor allem aber das Plasma vergrößern sich stark. Die Keimzellen rücken an die Peripherie der Cyste.

10) Die Konjugation der Chromosomen wird eingeleitet durch Umbiegen der langen Chromosomen zu V-förmigen Gebilden. Je zwei solcher treten zu einem einheitlichen Chromatinring zusammen, der sich stark kontrahiert und schließlich zu einer Tetrade aufbricht. Die Tetraden brechen in bivalente Dyaden auf.

11) Die Dyaden, 28 an Zahl, lagern sich während der ersten Reifungsteilung in die Äquatorialplatte. Ihre Größe und Gestalt läßt sich gut feststellen. Bei der Teilung werden die Dyaden halbiert. Die erste Reifungsteilung ist eine Äquationsteilung.

12) Ein Dimorphismus in bezug auf den Chromatingehalt der Keimzellen ist nicht zu finden.

13) Die zweite Reifungsteilung ist die Reduktionsteilung.

14) In der Spermatocyste lagern sich die Spermatiden einseitig, indem sie die Kopfseite nach der einen, die Schwanzseite nach der anderen Seite der Cyste richten. Das Chromatin ist anfangs über die ganze Kernperipherie verteilt. Dann konzentriert es sich und legt sich an die Schwanzseite der Kernmembran.

15) Die Mitochondrien, die in der Spermatocyte auf dem Wachstumsstadium deutlich erkennbar sind, verteilen sich während der Reifungsteilungen auf die Tochterzellen. In der Spermatide differenziert sich ihre helle Innensubstanz zum umgebenden Saume, ihre dunkle Schalensubstanz zum Innenteile des Mitochondrienkörpers oder Nebenkerns.

16) Die Centrosomen erscheinen bei der Spermatogonienteilung im Pole der Spindel als winzige Gebilde. Während der Wachstumsperiode liegen sie in dem dem Cystenlumen zugekehrten Teile nahe der Peripherie. Sie differenzieren sich als zwei V-förmige Gebilde, aus deren Schenkeln je ein Achsenfaden reicht, der mit einem Plasmaklümpchen versehen ist. Nach der ersten Reifungsteilung brechen die V-förmigen Centrosomen zu einfachen Centrosomen auf. Das in der Spermatide vorhandene Centrosom lagert sich endgültig zwischen Kern und Nebenkern.

17) Das Spitzenstück entsteht in der Spermatide als Centralspindelrest. Bei der Umformung der Spermatide zum Spermatozoon rückt dieser vor den Kern und wächst zum Spitzenstück aus.

18) Während der Umformungsperiode bildet sich die Cystenhülle zu einem langen Hohlcylinder aus. Der Spermatidenkern verlängert sich zum Spermakopfstück. Der Mitochondrienkörper wächst am Achsenfaden entlang und wird zur Umhüllung desselben.

19) Der Achsenfaden steht durch das Centrosom mit dem Kern in Verbindung.

20) Das Spitzenstück ragt in das Plasma der Kopfzelle der Cystenhülle und vermittelt die Ernährung.

21) Nach vollendeter Reifung und Ausbildung des Spermatozoons schwindet die Cystenhülle vollständig. Die hierdurch isolierten Spermatozoen füllen vollständig den Imagohoden und dessen Ausführgänge.

Literaturverzeichnis.

Arbeiten, die nach einem Referat gelesen wurden, sind mit [Ref.] bezeichnet.

Ballowitz, E., Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Arch. f. mikr. Anat. 1890. 36. Bd.

Baur, Erwin. 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin.

Bessels, E. 1867. Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. 1867.

Bonnevie, Kristine. 1907. Untersuchungen über Keimzellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 42. S. 567—598.

—— 1908. Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Boveri, Theodor. 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena. [Ref.]

Buchner, P. 1909. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3. S. 335—430. 6 Tafeln.

Carnoy, J. P. 1885. La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La cellule I. S. 191—440. 8 T.

Cholodkowsky, N. 1880. Über die Hoden der Schmetterlinge. Zool. Anz. Bd. III.

—— 1880. Über den Bau der Testikel bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. III.

—— 1884. Über die Hoden der Schmetterlinge. Ibid. 1884.

—— 1886. Der männliche Geschlechtsapparat der Lepidopteren. Beil. z. 52. Bd. d. Nachr. d. Akad. Petersburg. [Ref.]

Mc. Clung. 1902. Note on the accessory chromosome. Anat. Anz. Bd. 20.

Cook, Margaret Harris. 1910. Spermatogenesis in Lepidoptera. Proc. of the Acad. of Nat. Science of Philadelphia. Vol. 62. S. 294—327. 6 T.

Dederer, Pauline H. 1907. Spermatogenesis in Philosamia cynthia. Biol. Bull. Vol. 13. 94—106.

—— 1912. Preliminary Note on Gametogenesis in Philosamia cynthia. Ibid. Vol. 23. 40—41.

Demodikoff, K. 1902. Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens. (Vorl. Mitteilung.) Zool. Anzeiger. Bd. 25. 575—578.

Doncaster, L. 1910. Note on the spermatogenesis of Abraxas grossulariata (currant moth). Proceed. of the Cambridge Phil. Soc. Vol. 16. S. 44—45.

—— 1911. Some stages in the Spermatogenesis of Abraxas grossulariata and its Variety lacticolor. Journ. of Genetics. Vol. 1. S. 179—184. 1 T. [Ref.]

—— 1912. Note on the chromosomes in Oogenesis and Spermatogenesis of the White Butterfly Pieris brassicae. Proc. of the Cambridge Phil. Soc. Vol. 16. S. 491—492.

Federley, Harry. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einige ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 9. S. 1—110.

Fernald, H. T. 1890. External sexual markings of Pupae. Zool. Anz. 13. Jahrg. S. 47.

Fick, R. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. für Anat. und Phys., Anat. Abt. Suppl. S. 179—228.

—— 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Erg. d. Anat. u. Entwickl.-Gesch. Bd. 16. S. 1—140.

—— 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Friedmann, Hermann. 1902. Über die Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz. Biol. Zentralbl. Bd. 22. 778—780.

Gilson, G. 1884. Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule 1.

Goldschmidt, Richard. 1911. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig.

Gregoire, Victor. 1905. Les resultats acquis sur les Cinèses de maturation dans les deux règnes I. La Cellule. S. 219—376.

Gross, J. 1904. Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb. Bd. 20. S. 439—498. 2 T.

—— 1906. Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus. Zool. Jahrb. Bd. 22. S. 267—336. 2 T.

—— 1911. Über Vererbung und Artbildung. Biol. Zentralblatt. Bd. 31. S. 161—177, 193—214.

Grünberg, K. 1903. Untersuchungen über die Keimzellen und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74.

Gutherz, Siegfr. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. S. 491—514.

Haecker, Val. 1910. Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 3. S. 181—200.

—— 1904. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. 7. 161—256.

—— 1912. Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig.

Hatschek, B. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11.

Heider, Karl. Chromosomen und Vererbung. 1906. Jena.

Henking, H. 1890. Untersuchung über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Das Ei von Pieris brassicae L. nebst Bemerkungen über Samen und Samenbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49. 503—564. 3 T.

—— 1891. Idem II: Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 51. 685—736. 3 T.

Hertwig, Oskar. 1906. Allgem. Biologie. 2. Aufl. Jena.

—— 1909. Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena.

Hertwig, Richard. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Zentralblatt. Bd. 32. S. 1—45, 65—111, 129—146.

Kopeć, St. (1908.) 1. Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. (Vorl. Mitt.) Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie. S. 893—918. 6 Fig. [Ref.]

—— 1910. 2. Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie B. S. 186 bis 197. 1 T. [Ref.]

—— 1911. Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 33. S. 1—116. 19. Fig. 5 Taf.

Korf, K. 1901. Weitere Beobachtungen über das Vorkommen V-förmiger Zentralkörper. Anat. Anz. Bd. 19.

Korschelt u. Heider. 1903. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. wirbell. Tiere. Allgem. Teil. 2. Lief. Jena.

Lenhossek, M. 1898. Untersuchungen über Spermatogenese in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51.

Lintner, J. A. 1884. A new sexual character in the pupae of some Lepidoptera. Psyche Vol. IV. 103—106. [Ref.]

Meisenheimer, J. 1907. 1. Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. 32. 393—400.

—— 1909. Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. 1. Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Jena, G. Fischer. 149 S. 55 Fig. 2 T.

Meves, F. 1897. Über Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen (P. brassicae, Mamestra brassicae, Pygaera bucephala, Sph. euphorbiae, Sph. ligustri, Harpyia vinula). Anat. Anz. XIV. 1.

—— 1900. Über den von v. La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 56.

—— 1903. Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Ibid. Bd. 61. 1—84.

—— 1908. Die Spermatocytenteilung bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Ibid. Bd. 71. 571—587.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Ibid. Bd. 72.

—— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. 612—619.

Mühl, K. 1908. Raupen und Schmetterlinge. Stuttgart, Strecker und Schröder. 25 Fig. 6 T.

Munson, John P. 1907. Spermatogenesis of the Butterfly Papilio rutulus. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. 33.

Otte, Heinrich. 1907. Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. Zool. Jahrb. Bd. 24. 431—520.

Palmén, J. A. 1883. Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten. Morph. Jahrb. Bd. 9.

Paulmier, F. C. 1899. The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morph. Vol. 15. Suppl. 223—272. 2 T.

Petersen, W. 1892. Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. VI. 671—679.

Plate, L. 1910. Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschrift zum 60. Geburtstage Rich. Hertwigs. Bd. II. 537—610.

Platner, G. 1886. Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Intern. Monatsh. f. Anat. Hist. 3.

—— 1889. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33.

Poljanek, L. 1901. Zur Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. Arb. a. d. Z. Inst. Wien. Bd. 13. 155—196.

Rath, O. vom. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40.

Roepke, W. 1908. Ergebnisse anat. Untersuchungen an Standfussschen Lepidopterenbastarden. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. 44.

Schäfer, Fr. 1907. Spermatogenese von Dytiscus. Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduktion. Zoolog. Jahrbuch, Abt. f. Anat. Ont. Bd. 34. 381—472. 1 Tafel.

Schneider, A. 1883. Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beiträge, herausgeg. v. A. Schneider. 1. Bd. 1883. 62—63.

Seiler, 1913. Vorläufige Mitteilung über das Vorkommen von Geschlechtschromosomen bei Schmetterlingen. Zool. Anzeiger. 1913. Februar-Heft.

Spichardt, C. Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführgänge bei Lepidopteren. Verh. d. nat. Ver. Bonn. Jahrg. 43. 5. Folge. 1—34.

Stevens, N. W. 1906. Studies in spermatogenesis. II. A comparative study of the heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with special reference to sex determination. Carnegie Inst., Washington. Publ. 36. II. [Ref.]

Tichomirow, A. 1898. Zur Anatomie des Insektenhodens. Zool. Anz. Bd. 21. 623—630.

Tönniges. 1902. Beiträge zur Spermatogenese und Ovigenese der Myriapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.

Toyama, Kametaro. 1894. On the spermatogenesis of the Silk-Worm. Bull. Coll. Agric. Imp. Univ. Vol. II. Nr. 3. S. 125—157. [Ref.]

v. Tschermak, Erich. Der moderne Stand der Vererbungslehre. Arch. f. Rassen- u. Gesellschafts-Biol. Bd. 5. 305—326.

v. La Valette St. George. 1887. Spermatologische Beiträge. V. Über die Spermatocyten bei Lepidopteren. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 30.

—— 1897. · Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (Bombyx mori). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 751—766.

Verson, E. und Bisson. 1896. Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge von Bombyx mori. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 61.

Voinov, D. N. 1903. Sur l'existence d'une double Spermatogénèse chez les papillons. Arch. de zool. exper. et gen. Ser. IV. Tome I. 49—52.

—— 1903. La spermatogénèse d'été chez le Cybister Roeselii. Ibid. 173—260.

Waldeyer, W. 1906. Die Geschlechtszellen. O. Hertwigs Handbuch d. Entw.-Lehre. 1. Bd. 1. Teil. Jena.

Wassilieff, A. 1904. Zur Spermatogenese bei Blatta germanica. Anat. Anz. Bd. 25.

Wilke, Gottfried. 1907. Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris L. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 42. 669—720.

Zander, Enoch. 1903. Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74.

Zick. 1911. Die postembryonale Entwicklung des männlichen Genitalapparates der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1911. Bd. 61.

Zweiger, H. 1907. Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. Jen. Zeitschr f. Naturw. Bd. 42. 143—72.

Tafelerklärung.

Tafel II.

1. Schematisiert: Hoden der 3. Larvenperiode.

2. Schematisiert: Hoden der 5. Larvenperiode.

3. Schematisiert: Hoden der jungen Puppe. Die beiden larvalen Hoden sind zu dem unpaaren Puppenhoden zusammen getreten.

4. Schematisiert: Hoden der ält. Puppe. Fortgeschrittene Verdrehung des Hodens.

5. Schematisiert: Hoden der älteren Puppe in seitlicher Ansicht.

6. Querschn. des Puppenhodens, Mitte Februar. Follikelinhalt: Gono- u. Cytocysten.

7. Schrägschnitt des Puppenhodens, Mitte Juni. Infolge der Drehung des Hodens sind einige Follikel zweimal getroffen.

8. Die Versonsche Zelle mit jungen Spermatogonien.

9. Teil einer Follikelwand mit eng anliegenden Cytocysten.

Tafel III.

Die Spermatogonien.

10. Ruhestadium, Chromatin in Nucleolen aufgespeichert.

11. Ruhestadium, Chromatin wird an die Chromosomen abgegeben.

12. Prophase: Die Chromosomen werden sichtbar.

13. Prophase: Die Chromosomen werden sichtbar, Nucleolus schwindet.

14. Prophase: Kontraktion der Chromosomen.

15. Metaphase: Lagerung d. Chr. in die Äquatorialplatte.

16. Metaphase: Äquatorialplatte in seitlicher Ansicht.

17., 18., 19. Anaphase: Seitenansicht.

20. Anaphase: Polansicht.

21. Anaphase: Schrägansicht.

22., 23., 24. Telophase.

25a-c. Degenerierende Spermatogonien. — Die Spermatocyte.

26. Synapsis. Knäuelbildung.

27. Synapsis. Der Knäuel beginnt sich zu lösen.

28. Synapsis. Der Knäuel beginnt sich zu lösen.

29. Synapsis. Der Chromat.-Faden in Einzelchromosomen aufgebrochen.

30. Wachstumsstadium, Chromatin im Nucleolus aufgespeichert.

31. Wachstumsstadium. Der Nucleolus gibt Chromatin an die Chromosomen ab.

32. Wachstumsstadium. Centrosomen differenziert, Cilien mit Plasmatropfen.

33. Wachstumsstadium. Dass. vorgeschr. Stadium.

Die Konjugation der Chromosomen.

34. Wachstumsstadium. Die Chromosomen biegen sich zu V-förmigen Gebilden um.

35. Wachstumsstadium. Die Chrom. treten zu Ringen zusammen.

36. Wachstumsstadium. Die Chrom. bilden Chromatinringe.

37. Wachstumsstadium. Die Chrom.-Ringe kontrahieren sich. Beginn der Tetradenbildung.

Tafel IV.

38. Wachstumsstadium. Tetraden.

39. Wachstumsstadium. Dyaden. Centrosom mit Cilien.

40. Wachstumsstadium. Dyaden. Centr. wandern an d. Spindelpole.

Die Reifungsteilungen.

a) Die I. Reifungsteilung.

41. Prophase: Die Dyaden beginnen sich im Kern einseitig zu konzentrieren. Centrosomen an d. Polen.

42. Prophase: Fortschreitende Konzentration.

43. Prophase: Die Chromos. ordnen sich zur Äquatorplatte. Die Kernmembran beginnt zu schwinden.

44. Metaphase: Äquatorplatten der

45. Metaphase: 1. Reifungsteilung.

46. Metaphase: Äqu.-pl. bes. stark vergrößert. Die Chromos. der Größe nach geordnet zu Paaren. Ein 29. Chromosom vorhanden.

47. Metaphase: Äqu.-pl. von der Seite gesehen.

48.. 49., 50. Anaphase.

51., 52., 53. Telophase.

Tafel V.

b) Die II. Reifungsteilung.

54., 55. Prophase.

56. Metaphase: Eine typische Äquatorialpl. wird nicht gebildet.

57. Anaphase: Sortieren der Chromosomen.

58. Telophase.

Die Spermatiden und Spermatozoen.

59. Junge Spermatide: Mitochondrien gestreckt.

60. Junge Spermatide: Mitoch. kontrahieren sich.

61. Sperm.: Die helle Innensubst. d. Mitoch. tritt an die Peripherie des Nebenkerns.

62. Spermatide: Dass. Spitzenstück sichtbar.

63. Spermatide: Dass. Spitzenstück mit deutlichem Hof.

64. Spermatide: Dass. Centrosom mit Achsenfaden.

65. Spermatide: Dass. Das Spitzenstück vor den Kern gelagert.

66. Spermatide: Mitochondrienkörper: heller Saum, dunkler Innenkörper, darin Faden (Achsenfaden).

67. Idealbild einer Spermatide (konstruiert): Kern, Mitochondrienkörper, Spitzenstück mit Hof, Plasma stark verlängert, Centrosom mit Achsenfaden.

68. Umbildungsperiode: Streckung der Zellelemente.

69. Umbildungsperiode: Streckung der Zellelemente.

70. Umbildungsperiode.

71. Umbildungsperiode: Achsenfaden doppelten Ursprungs. Plasma in Klumpen am Schwanzteil.

72. Umbildungsperiode: weit. Streckung der Zellelemente.

73. Umbildungsperiode: Chromatin im Kern verteilt.

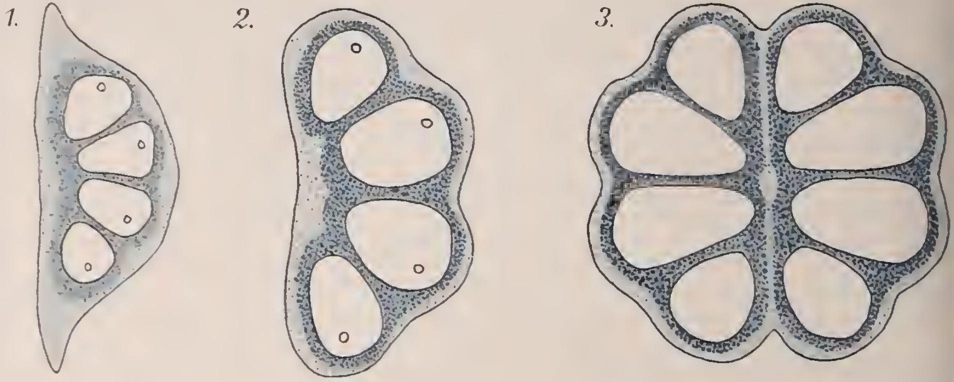
74. Umbildungsperiode: Chromatin in Körnchen erkennbar.

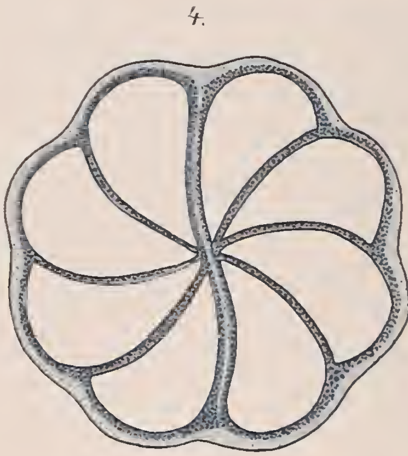
75. Umbildungsperiode: Spermatozoenbündel. Spitzenstück in der Kopfnährzelle.

NB. Die in sehr vielen Keimzellen auftretenden Plasmafortsätze (»Auswüchse«) sind bei den Zeichnungen mit Absicht weggelassen worden.

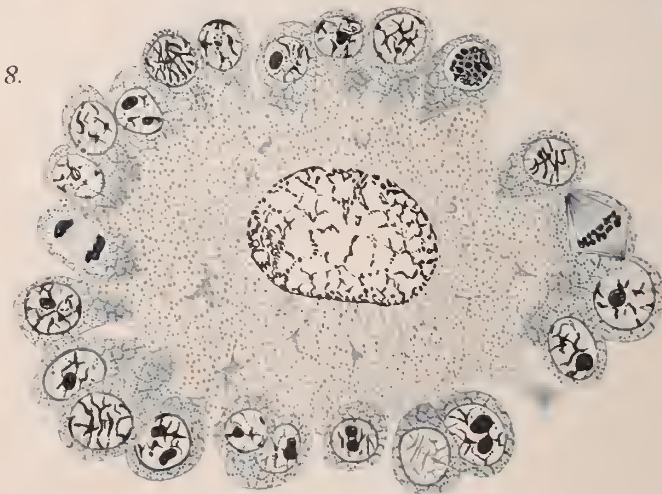


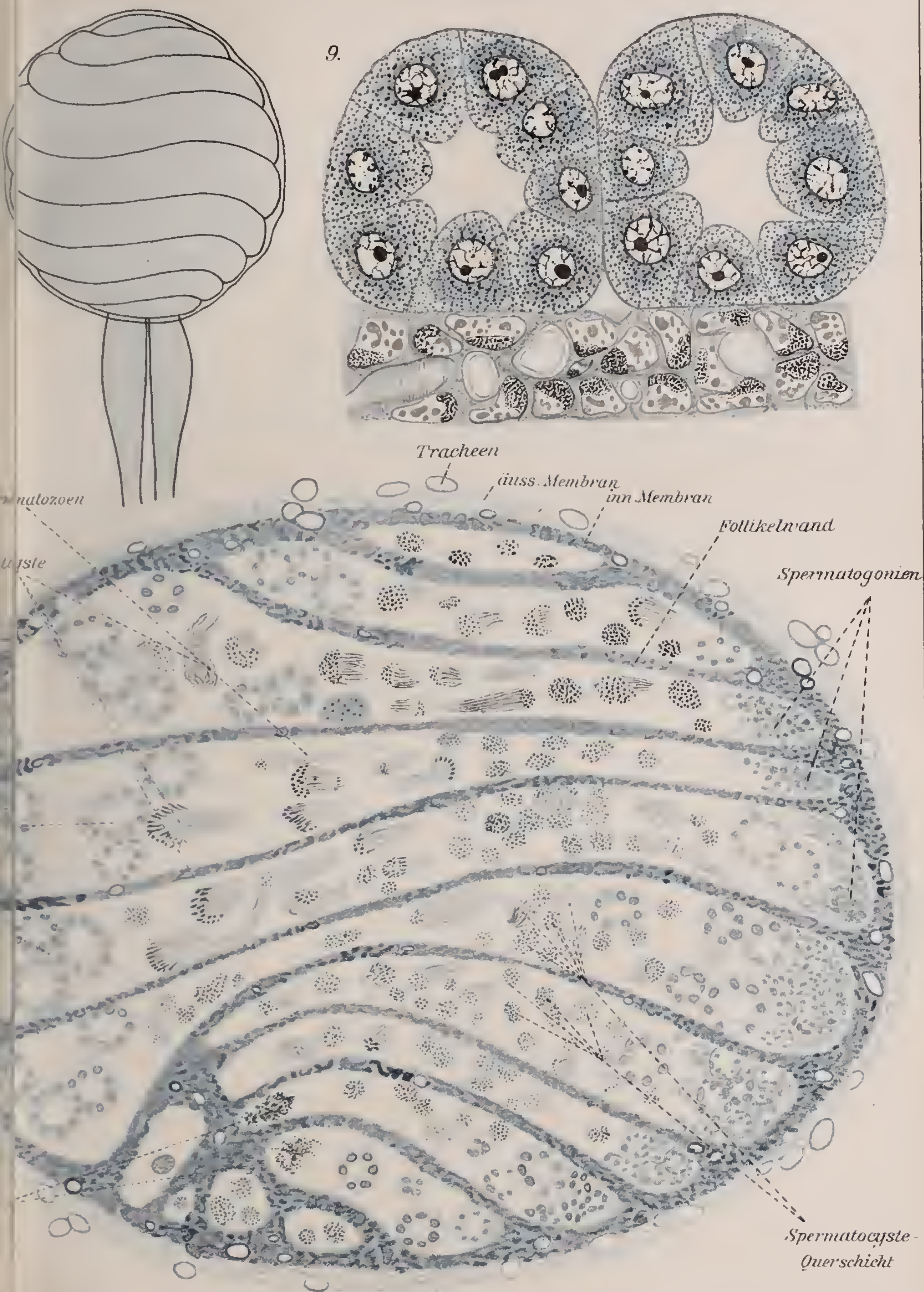
Rappeport gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


1.
2.
3.

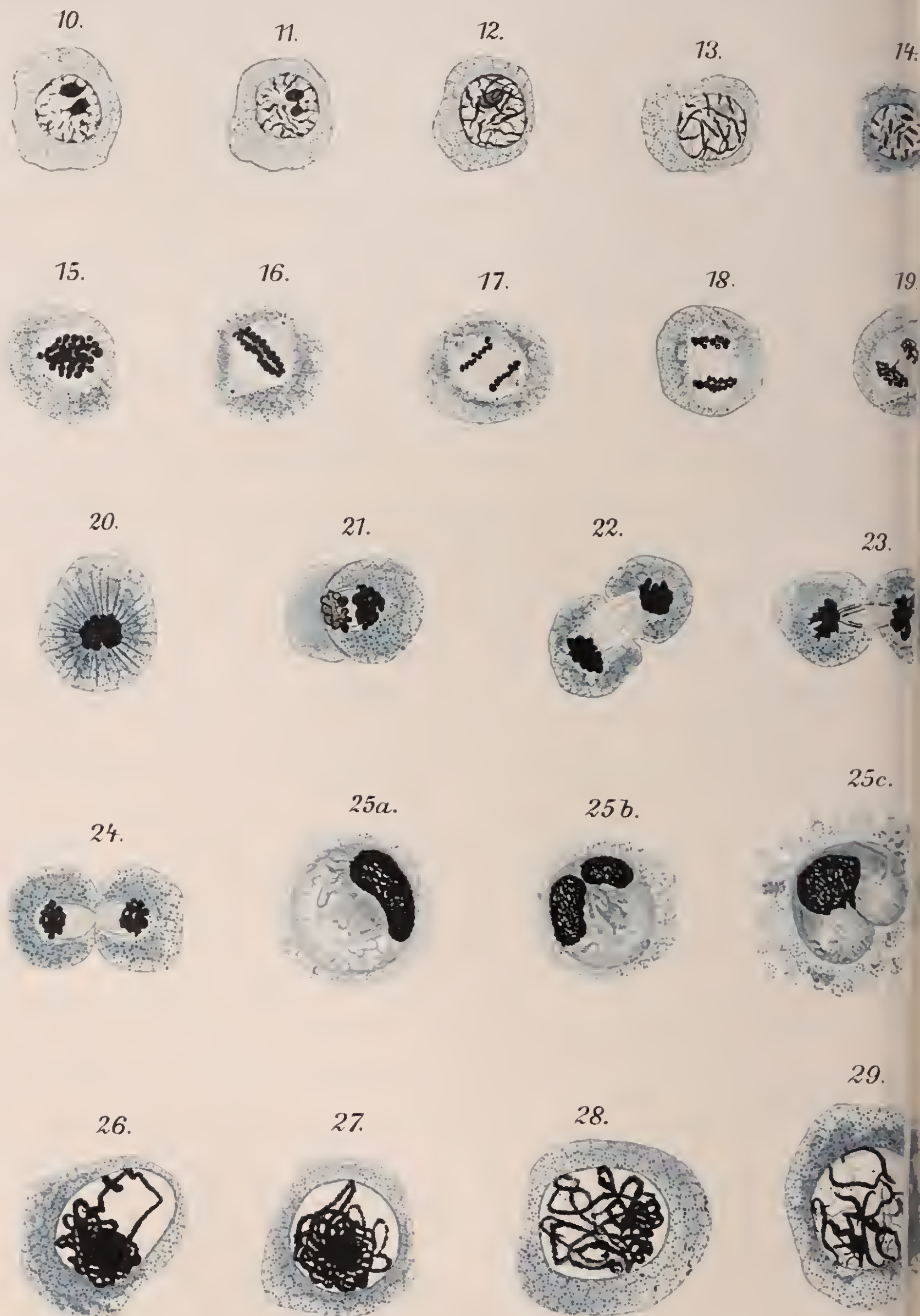

4.


6.
Cytocyste

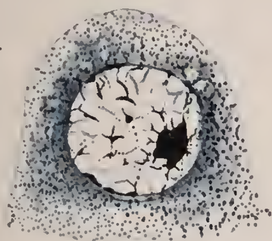

8.
7.
Häufung un
Nahrun



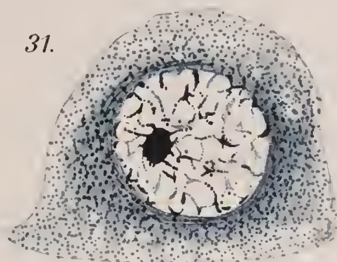
…ehann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25a.
25b.
25c.
26.
27.
28.
29.

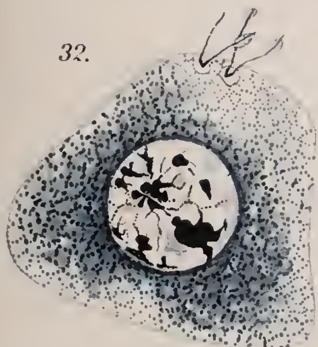
30.



31.



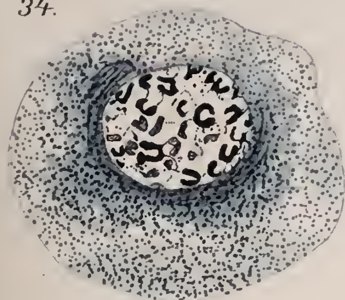
32.



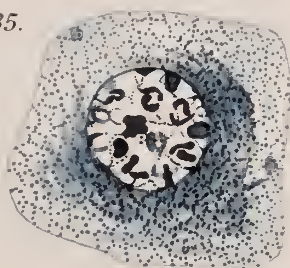
33.



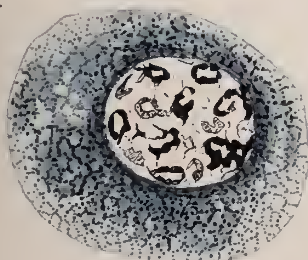
34.



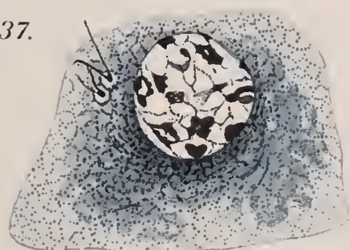
35.



36.



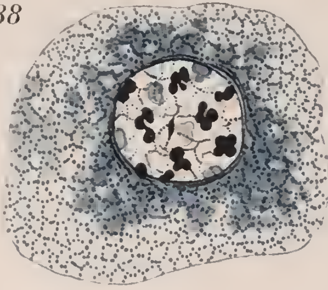
37.



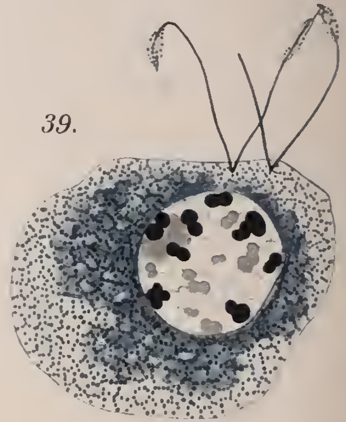
…ann in Leipzig

Lith Anst v E A Funke Leipzig

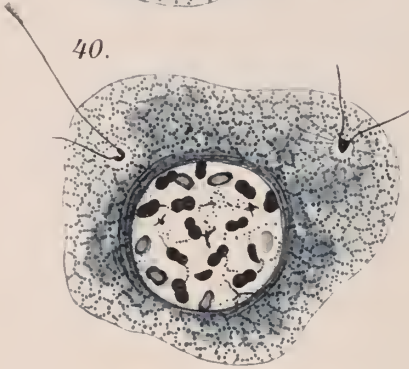
38



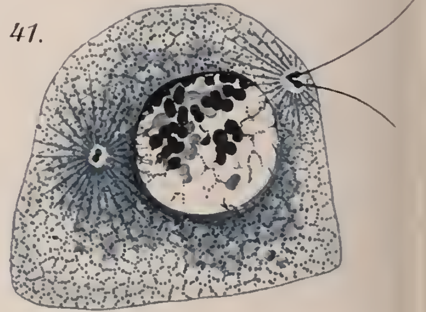
39.



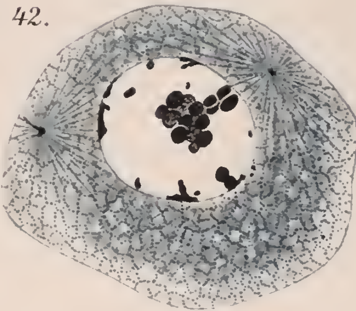
40.



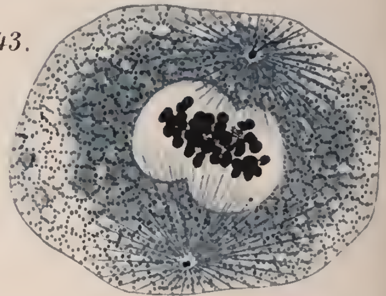
41.



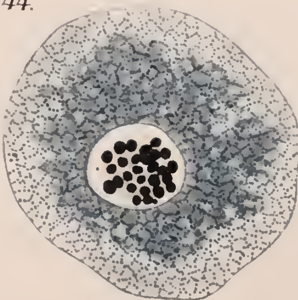
42.



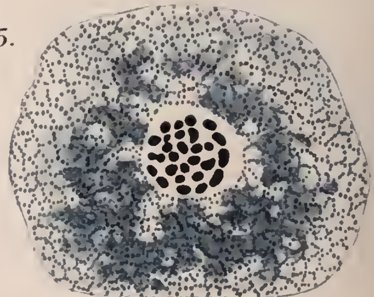
43.

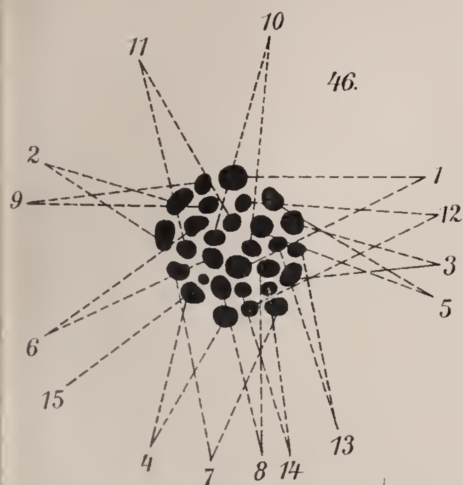


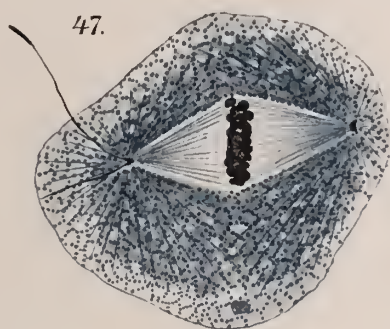
44.

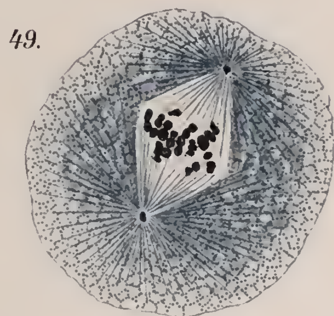


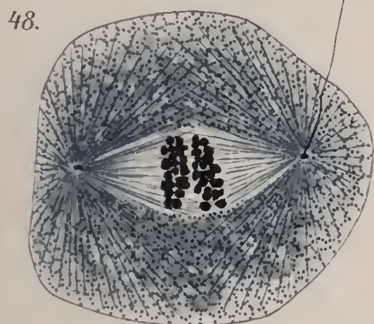
45.

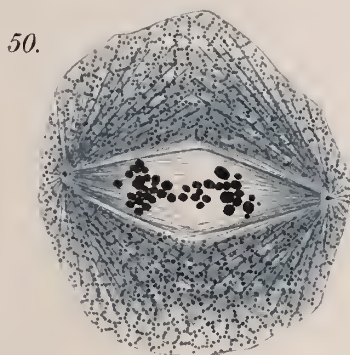


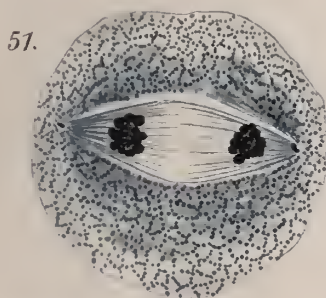


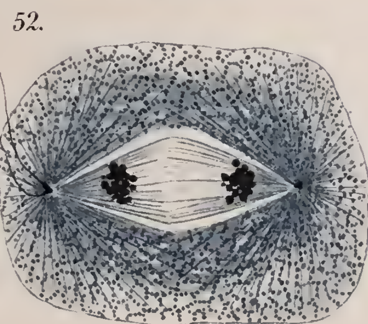


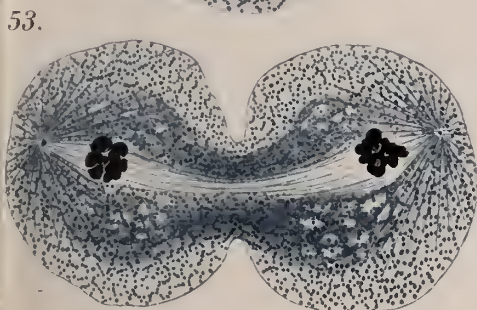






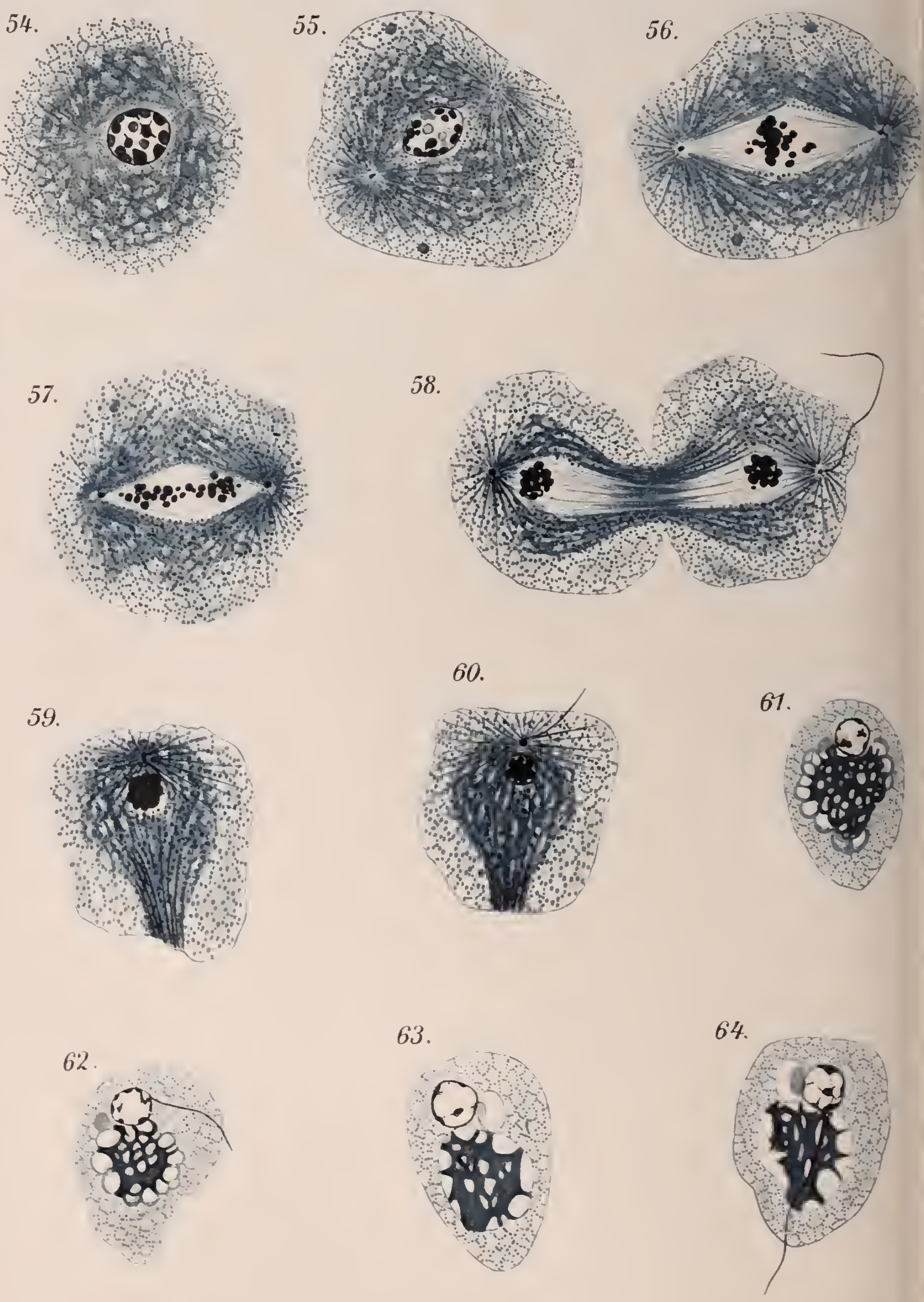






g nann in Leipzig

Lith Anst v. E. A. Funke, Leipzig.



Buder

Verlag v Wilh



...mann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Die Entwicklung des Eierstockes und Eies von Deilephila euphorbiae.

Von

Kurt Schneider

aus Eibau (sächs. Oberlausitz).

Mit 26 Textfiguren und Tafeln VI—VII.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen dazu dienen, den Entwicklungsgang der weiblichen Keimdrüsen und Keimzellen eines Lepidopters vom embryonalen Stadium bis zum befruchtungsfähigen Ei darzustellen. Die Eibildung der Insekten hat von jeher zur Untersuchung angeregt. Doch sind es in der Hauptsache nur die niederen Formen, welche daraufhin bearbeitet wurden. Selten wählte man bisher zu diesen Untersuchungen ein Lepidopter, sei es, daß die Behandlung der mit harten Schalen versehenen Eier abschreckte, oder daß ein lückenloses Material nicht ohne weiteres zu bekommen war. Wahrscheinlich ist letzteres der Grund dafür, daß die in Betracht kommenden Arbeiten nur einen Ausschnitt aus dem Entwicklungsgang der Eier geben, indem nur einzelne besonders interessante Vorgänge zur Beschreibung gelangen. Außerdem regte mich noch der Umstand an, daß erst in den letzten Jahren an einigen Nährzellenbildenden Insekten die wahre Natur der Differenzierungsvorgänge des Keimmaterials zu Ei- und Nährzellen richtig erkannt wurde, und daß ebenfalls zu gleicher Zeit festgestellt wurde, daß die Funktion der Nährzellen auf einer Abgabe von Chromatinpartikeln an das Plasma beruhe. Es schien mir deshalb einen Erfolg zu versprechen, auch bei einem Lepidopter die Eientwicklung auf diese neugewonnenen Resultate hin zu untersuchen, zumal da mir ein durch Zucht gewonnenes, lückenloses Material zur Verfügung stand. Durch letzteren Umstand ist es mir möglich, im folgenden einen Überblick über die Entwicklung von den Keimzellen an bis zum befruchtungsfähigen Ei eines Lepidopters wiedergeben zu können. Ich will parallel mit deren Entwicklung auch das Schicksal jener Zellen ver-

folgen, die die späteren Hüllen des Keimmaterials und die Follikelzellen abgeben, da diese beiden Zellarten eine nicht geringe Rolle für die sich entwickelnden Eizellen spielen, und da sie in den bisher erschienenen Arbeiten über dieses Thema meist unberücksichtigt geblieben sind.

Material und Methode.

Die Untersuchungen wurden an einem Sphingiden, an *Deilephila euphorbiae*, angestellt. Das Material hierzu erlangte ich durch Zuchten, welche während des Sommers 1912 und 1913 großgezogen wurden. Zur Untersuchung gelangten alle Phasen der Eibildung von den embryonalen Keimzellen ab bis zum befruchtungsfähigen Ei.

Die embryonalen Stadien und die ersten 3 Raupenperioden wurden in toto geschnitten, während auf den folgenden Stadien der Eierstock aus dem Tier herauspräpariert wurde. Da die Eier sehr dotterreich sind, stellten sich bei der Konservierung und beim Schneiden einige Schwierigkeiten entgegen. Als geeignetste Flüssigkeiten zur Konservierung ergaben sich die Lösungen von Flemming, Zenker und Hermann. In einigen Fällen verwendete ich noch $^1/_2$% Osmiumsäure und Carnoysche Lösung, die sich für bestimmte Untersuchungen als am brauchbarsten erwiesen. Ich komme speziell darauf noch später zu sprechen.

Unter den Färbungen erzielte ich mit Heidenhainschen Hämatoxylin als Kernfarbe die besten Schnittbilder. Für Plasma- und Dotterfärbung zeigten sich Orange G und Lichtgrün als am geeignetsten, beide Farben jedoch im 100% Alkohol nur momentan angewendet, da bei längerer Einwirkung der Dotter sich sofort überfärbte, was die Klarheit der Schnittbilder beeinträchtigte. Osmium in gelöster Form wurde dort verwendet, wo es darauf ankam, unangegriffene Chromidialsubstanz von dem in Auflösung begriffenen Chromatin zu unterscheiden. Hämatoxylin färbt nämlich diese beiden Chromatinsubstanzen bei nicht ganz genauer Differenzierung derartig gleich stark, daß der Unterschied zwischen dem Schwarz und dem tiefen Blau, das es erzeugt, nur mit Mühe erkannt werden konnte. Osmium dagegen erleichtert die Untersuchung insofern, daß es das intakte Chromatin tief schwarz tingiert, während das in Auflösung begriffene mehr eine braune, plasmaähnliche Farbe annimmt.

Erwähnen will ich noch, daß man den Eierstock einer Imago nicht im ganzen konservieren kann, da auf diese Weise der eine Teil der Eier zu wenig oder zu stark konserviert werden würde. Es ist am besten, wenn man ihn vor dem Konservieren in drei Teile zerlegt, die bereits in seinem äußeren Bau als einzelne Abschnitte angedeutet sind, nämlich in die Endkammer, die Eiröhre und in den leitenden Apparat. Die Endkammer und

ihr Inhalt verlangen als äußerst zarte Objekte eine kürzere Konservierungsdauer und schwächer wirkende Konservierungsflüssigkeit als die Eier der Wachstumsperiode oder gar die fertigen, im Leitungsapparat mit einem Chorion umgebenen Eier.

Zur Einbettung der Objekte wurde in den meisten Fällen 58%iges Paraffin verwendet. Die Schnittstärke betrug serienweise 3, 5, $7^1/_2$ μ. Bei älteren Eiern mußte sie jedoch des hohen Dottergehaltes wegen auf 10—15 μ erhöht werden, wobei sich oft noch die Anwendung von Mastix notwendig machte, um ein Herausspringen des Dotters aus der Eizelle zu verhüten.

Zur Orientierung will ich vorausschicken, daß ich die Disposition der Arbeit in der Art angelegt habe, daß ich die Entwicklungsvorgänge chronologisch darstelle. Es ergibt sich hierbei eine Einteilung in drei große Hauptabschnitte, von denen der erste das Embryonalstadium und die fünf Raupenperioden, der zweite die Puppenperiode, und der dritte das Imaginalstadium umfaßt. Jeden einzelnen dieser drei Abschnitte will ich mit der Schilderung der morphologischen Verhältnisse während der entsprechenden Periode beginnen, um dann auf die histologischen Entwicklungsverhältnisse der einzelnen Zellelemente überzugehen. Indem ich so die Morphologie und Histologie der einzelnen Abschnitte nebeneinander darstelle, glaube ich am besten einen Überblick über den jeweiligen Entwicklungsfortgang der Keimdrüsen geben zu können.

I. Teil.

Das Embryonalstadium und die fünf Raupenperioden.

1) Die Gleichheit der morphologischen und histologischen Entwicklungsverhältnisse im ♂ und ♀ Geschlecht während des Embryonalstadiums und der ersten Raupenperiode.

Die Entwicklung eines Embryos von *Deilephila euphorbiae* vom befruchteten Ei an bis zum schlüpfreifen Räupchen dauert durchschnittlich sechs Tage. Zum ersten Male konnte ich die Keimzellenanlage an einem Embryo feststellen, der zwei Tage vor dem Ausschlüpfen stand.

Die Keimzellenanlage ist im aboralen Abschnitt des Embryos gelegen. Dieser Teil gibt, wie sich später zeigt, das fünfte Abdominalsegment ab. Dorsal vom Darm gelegen, stellt die paarige Anlage einen Zellkomplex dar, welcher von den umgebenden Zellen zwar noch nicht definitiv durch eine Hülle abgeschlossen ist, der sich aber durch die Größe seiner Zellen und eine intensivere Färbung seines Plasmas ohne weiteres von den Zellen seiner Umgebung abhebt (Fig. 1).

Zwischen den einzelnen Keimzellen sind noch keine Zellgrenzen vorhanden, doch scheint sich um die Kerne herum das Plasma besonders dicht anzuhäufen. Nach dem Darm hin haben die Keimzellen eine dünne Membran ausgeschieden, und die der Membran außen zunächst liegenden Somazellen haben sich längs zu dieser Membran angeordnet. Sie bilden später die äußere bindegewebige Hülle (*a.H.*) der Keimdrüsen (Fig. 2). Dorsalwärts hat sich jene dünne Membran noch nicht geschlossen und das Plasma der Keimzellen schiebt sich zwischen die außenliegenden Somazellen. Zwischen den einzelnen großen Keimzellen liegt noch eine Anzahl kleinerer Kerne (*K.K.*) verteilt, deren Herkunft mir unbekannt geblieben ist. Ihre Funktion geht aus dem folgenden Stadium hervor.

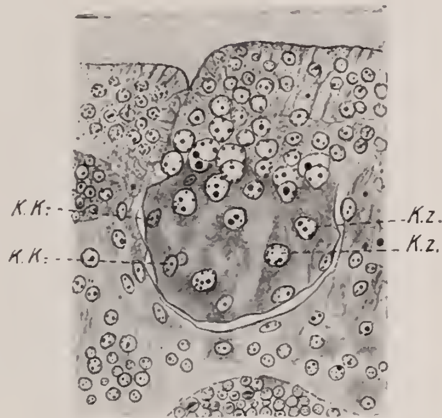


Fig. 1.
Sagittalschnitt durch die Keimzellenanlage eines 2 Tage vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 510. — Unter den Keimzellen liegen kleinere, ihres Ursprungs unbekannt gebliebene Kerne (*K.K.*).

Ein Embryo, der kurz vor dem Ausschlüpfen steht (der also zwei Tage älter als der vorher erwähnte ist), zeigt, daß auf diesem Stadium die Keimzellen vollkommen von den außenliegenden Zellen durch eine Hülle abgeschlossen werden (Fig. 2). Es ist dies eine äußere Hülle, die aus den schon erwähnten außengelegenen Zellen sich inzwischen herausgebildet hat. Weiter sehen wir, daß die dünne Membran, die erst nur an der ventralen Seite die Keimzellen von den Somazellen trennte, sich dorsal

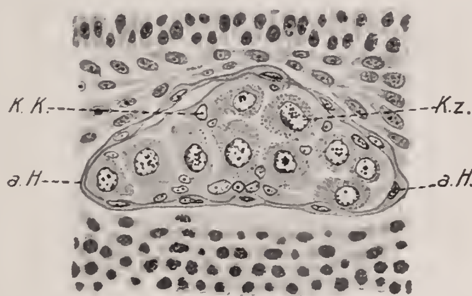


Fig. 2.
Sagittalschnitt durch die Keimdrüse eines kurz vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 510. Um die Keimzellenanlage hat sich eine äußere Hülle (*a.H.*) gebildet. Die Apicalzellen lassen sich noch nicht auffinden.

ebenfalls geschlossen hat, und daß jene kleineren Kerne, die unter den Keimzellen auftraten, von innen her an die Membran sich anlegen und eine zweite innere Hülle (*i.H.*) bilden, welche später durch Einwachsen die Keimzellengruppe in vier Fächer zerlegt. Angedeutet wird letzterer Vorgang bereits dadurch, daß sich an bestimmten Stellen diese kleineren Kerne anhäufen, und von da aus zwischen die noch zellgrenzenlosen Keimzellen vordringen. Der Zellkomplex hat jetzt ein nierenförmiges Aussehen angenommen, und der eben erwähnte Vorgang der Kammerbildung nimmt seinen Anfang von der konvexen Seite aus. Irgend ein Merkmal, das uns auf einen späteren männlichen oder weiblichen Geschlechtscharakter schließen ließe, ist noch nicht vorhanden. Die Keimzellen sind alle von derselben Größe, und keine unter ihnen zeichnet sich durch ein von den andern abweichendes Verhalten aus. Eine Zellanhäufung dicht unter der Keimzellenanlage konnte ich auf diesem Stadium noch nicht auffinden. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den bisher gemachten Beobachtungen, und ich werde im weiteren Verlaufe der Entwicklung noch öfters darzulegen haben, daß die Differenzierung der Keimzellen bei *Deilephila euphorbiae* auf weit späteren Stadien vor sich geht, als wie es bisher an den schon untersuchten Lepidopteren festgestellt wurde.

Auch während der ersten Raupenperiode, welche die Zeit vom Schlüpfen des Embryos bis zur ersten Häutung umfaßt, kann man noch nichts über den werdenden Geschlechtscharakter aussagen, obschon die Entwicklung fortgeschritten ist, und sich jetzt zwei Merkmale herausgebildet haben, die vielleicht einen Anhaltspunkt zur Unterscheidung des männlichen vom weiblichen Geschlecht bilden könnten. Diese bestehen in dem Auftreten einer besonders großen Zelle in jedem der jetzt durch Scheidewände getrennten Keimfächer, und in dem Erscheinen eines Zellkomplexes, der, wie sich zeigen wird, später die Follikelzellen und einen Teil des Ausführganges liefert (Fig. 3). Sie sind bisher als die hauptsächlichsten Unterscheidungsmerkmale zur Geschlechtsbestimmung für jene jungen Stadien angeführt worden, und ich muß an dieser Stelle etwas genauer auf eine Arbeit eingehen, die sich ausführlich mit diesen Verhältnissen befaßt. Es ist die Arbeit von Karl Grünberg: »Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren« (23). Als Untersuchungsobjekte dienten Grünberg die postembryonalen Entwicklungsstadien von *Bombyx mori* L., *Phalera bucephala* L., *Gastropacha rubi* L., *Pieris brassicae* L. und *Vanessa io* L. Zunächst sei betont, daß Grünberg die oben erwähnten beiden Merkmale ebenfalls auffindet. Sie treten an seinen Objekten jedoch bereits im Embryo auf, während sie sich bei *Deilephila euphorbiae* erst während der ersten Raupenperiode entwickeln.

Ich will zuerst berichten, was er über das eine der beiden Merkmale, über die Lage des Ausführganges schreibt, und inwiefern diese ihm einen Aufschluß über das Geschlecht des betreffenden Tieres abgibt, um dann zusammenhängend die Entwicklung jener großen Zelle behandeln zu können, die als »Versonsche Zelle« bezeichnet schon öfters in den Keimdrüsen der Lepidopteren aufgefunden wurde.

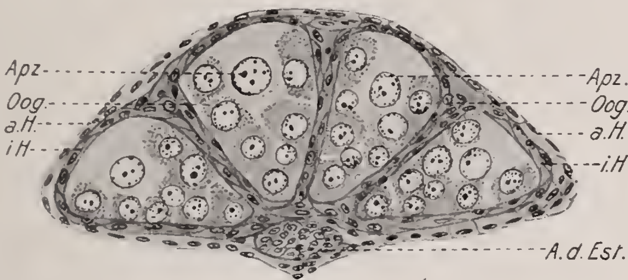


Fig. 3.

Sagittalschnitt durch die Keimdrüse eines Räupchens vor erster Häutung. Verg. 510. Zur äußeren Hülle hat sich aus jenen kleineren Kernen (*k.H.*) eine innere Hülle (*i.H.*) gebildet. Erstes Auftreten der Apicalzelle in der Form einer großen Keimzelle. An der konkaven Seite der nierenförmigen Keimdrüse liegt die Anlage des Eiröhrenstiels. (*A.d.Est.*)

Grünberg findet bereits im Embryo Hoden- und Ovarialanlage als je zwei nierenförmige Gebilde, von denen jedes in vier Kammern zerlegt ist. Die Seite, an der die Bildung der Genitalschläuche, also jener Kammern beginnt, bezeichnet er als die vordere Seite. Sie ist stets stark gewölbt, während die gegenüberliegende hintere Seite meist eine flache Vertiefung aufweist. Der Ausführgang wird an der hinteren also etwas flachen Seite angelegt, und je nachdem sind nun bei seinen Objekten die flachen Seiten und damit die Ausführgänge einander zugekehrt, oder das umgekehrte ist der Fall. Sind sie abgekehrt voneinander, so ist das betreffende Tier weiblichen Geschlechts, sind sie einander zugekehrt, so ist es männlichen Geschlechtes. Mittels dieses Umstandes konnte er bei allen seinen Objekten das Geschlecht schon im Embryo feststellen. Auf dieselbe Art taten es vor ihm Toyama und v. la Valette St. George.

Diese Beobachtung kann ich für *Deilephila euphorbiae* nicht bestätigen. Wie bereits gesagt, zeigen die Keimdrüsen eines Räupchens vor der ersten Häutung die Trennung der Keimzellenanlage in vier Fächer. An der Spitze eines jeden Faches liegt die Versonsche Zelle, die aus einem hellen Plasmaleib und aus einem großen Kern besteht. An der der Versonschen Zelle gegenüberliegenden Seite, die etwas konkav ist, hat sich ein Zellkomplex von außen her angelagert, welcher der Keimdrüsenanlage dicht

aufsitzt. Die weitere Entwicklung wird zeigen, daß aus diesem Zellkomplex die Follikelzellen und die Zellen des oberen Leitungsweges des Eiröhrenstieles hervorgehen. Diese Zellanhäufung wird gewissermaßen in die Keimdrüsen mit einbezogen und zwar dadurch, daß die äußere inzwischen bindegewebig umgemodelte Hülle mit diesem Komplex verwächst. Eine direkte Einverleibung in die Keimdrüse selbst tritt jedoch nicht ein, da die innere zweite Hülle, welche die Drüse in vier Kammern zerlegt, den erwähnten Zellhaufen von den Keimzellen trennt. Diese Scheidung des Keimzellenmaterials von den Zellen des Leitungsapparates bleibt bis gegen das Ende des Puppenstadiums erhalten, wobei der Komplex pfropfartig die Endkammer verschließt. Das weitere Schicksal dieses Zellpfopfens wird uns im folgenden noch oft beschäftigen.

An diesen Zellpfropf inseriert der Ovidukt, der als ein dünner solider Zellstrang auf diesem Stadium sich entwickelt hat. Mir ist es nun nicht gelungen, jemals eine verschiedene Lage der Keimdrüsen auf diesen Stadien aufzufinden, obschon ich, da mir die von Grünberg angeführten Lagebeziehungen bekannt waren, eifrig nach diesen gesucht habe. Ich habe 20 Räupchen der ersten Raupenperiode auf die Lage der Keimdrüsen hin untersucht. Auf allen Schnittserien liegen die Geschlechtsdrüsen mit ihren konkaven Seiten einander zugekehrt, die Eiröhrenstielanlage in dem dadurch gebildeten Zwischenraum einschließend. Es ist nicht anzunehmen, daß mir hier durch Zufall nur männliche Räupchen vorgelegen haben, da von untersuchten Raupen der folgenden Perioden, die derselben Zucht entstammten, stets 30—50% sich als weiblich erwiesen. Nach Grünbergs Ansicht müßten die so aufgefundenen Drüsen einen Hoden darstellen. Doch die kurz darauf folgende Entwicklung hat mich davon überzeugt, daß eine abgekehrte Lage, wie Grünberg sie an seinem Objekt beschreibt, nicht absolut die Vorausbedingung zur Entwicklung eines Ovars sein muß. Ich möchte sogar annehmen, daß die einander zugekehrten Zellkomplexe, also eine Lagerung mit den konkaven Seiten gegeneinander, als für beide Geschlechter zweckmäßiger für die spätere Entwicklung anzusehen ist. Ich will diese Ansicht etwas näher begründen. Sehen wir uns einmal ein Räupchen der zweiten Raupenperiode an. Hier ist eine Verwechslung zwischen Hoden und Ovar ausgeschlossen. Denn während die Hoden oberhalb des Darmes gelegen an dieser Stelle verharren, und die Keimfächer ihre mehr rundliche Form behalten, beginnen die zum Ovar bestimmten Drüsen seitlich rechts und links an der Darmwand herabzugleiten, und die rundlichen Keimfächer ziehen sich dabei etwas in die Länge. Die Ausführgänge inserieren an der jetzt etwas nach vorn geschobenen Eiröhrenstielanlage und sind nach einem Vereinigungspunkt,

der kurz vor der gemeinsamen Einmündungsstelle in den Darm gelegen ist, also nach einem Punkt hin, gerichtet. In derselben Richtung konvergierend finde ich auch die Insertionsstellen vor. Dieses aber sind ja jene Zellen, die den Eiröhrenstiel bilden und nach GRÜNBERGS Befunden voneinander abgewendet angelegt werden sollen, sobald es sich um ein Ovar handelt. Es ist mir jedoch unwahrscheinlich, daß die Eiröhrenstiele in entgegengesetzter Richtung, als wie sie kurz darauf erscheinen, angelegt werden sollen, und eine einander zugekehrte Lage erscheint mir deshalb nur die natürliche zu sein. Ferner spricht für diese Auffassung auch die in allem gleiche Anlage der Hüllen und die Gleichheit des Keimmaterials in beiden Geschlechtern. Damit fällt freilich das nach GRÜNBERGS Meinung einzig mögliche Unterscheidungsmerkmal weg. Denn einen Größenunterschied zwischen männlichen und weiblichen Keimzellen hält auch er auf diesem Stadium für ausgeschlossen. Es bliebe demnach nur noch die VERSONsche Zelle als Anhaltspunkt bestehen. Doch auch diese gibt mir, wie ich zeigen will, hier noch keinen Aufschluß über den Geschlechtscharakter, so daß ich zu der Überzeugung gelangt bin, daß eine Unterscheidung auf diesen jungen Stadien zwischen Hoden und Ovar bei *Deilephila euphorbiae* nicht möglich ist.

2) **Die Apicalzelle.**

a) Erstes Auftreten der Apicalzelle.

Ehe ich zu der Keimzellenentwicklung der folgenden Raupenstadien übergehe, will ich die Entwicklung jener großen am Anfang jedes Keimfaches belegenen Zelle schildern. Sie wurde zum ersten Male von VERSON im Hoden von *Bombyx mori* L. aufgefunden, und spätere Forscher nannten sie nach ihrem Entdecker die »VERSONsche Zelle«. GRÜNBERG hat diese Zellen in der vorhin schon zitierten Arbeit (23) zum Hauptgegenstand seiner Untersuchungen gemacht, und ich möchte auf diese Beobachtungen genauer eingehen, da sie das zusammenfassen, was bisher über die Natur und die Funktion dieser Zelle bekannt geworden ist. Über das Vorkommen und über die zur Zeit bestehenden Arbeiten gibt er in seiner Einleitung einen Überblick, auf den ich hier verweisen möchte. GRÜNBERG führt für die VERSONsche Zelle den Namen »Apicalzelle der Insektenkeimdrüsen« ein, indem er bei diesem Namen bezug nimmt auf die Lage dieser Zelle. Er kommt zu dem Resultat, daß die Apicalzelle eine umgemodelte Keimzelle darstellt, die im Hoden eine ernährende Funktion übernimmt, im Ovar dagegen funktionslos geworden verkümmert. Wie ich schon darauf hingewiesen habe, geht die Entwicklung der Keimdrüsen seiner Objekte auf früheren Stadien vor sich, als das bei *Deilephila euphorbiae*

der Fall ist. So findet er denn auch bereits im Embryo diese Zelle angelegt. Sie liegt im männlichen wie im weiblichen Geschlecht zunächst ganz gleich am Ende eines jeden Keimfaches. Dieses Verhalten behält die Zelle im allgemeinen bei. In zwei Fällen jedoch, bei *Pieris brassicae* und bei *Vanessa io*, gibt die Apicalzelle im männlichen Geschlecht diese Lage auf. Sie löst sich von der Hüllmembran los und wandert nach der Mitte des runden Keimfaches. Bei ihrer ernährenden Funktion wird es ihr auf diese Weise möglich, in ihrem ganzen Umfang mit den Keimzellen in Verbindung zu treten. Ich führe diese zwei Fälle an, da ich bei *Deilephila euphorbiae* im männlichen Geschlecht öfters ein gleiches Verhalten dieser Zelle gefunden habe. Im weiblichen Geschlecht macht er über die Apicalzellen folgende Beobachtungen: Die Apicalzelle tritt im Ovar zu derselben Zeit und an derselben Stelle auf wie im Hoden. Sie ist jedoch im Ovar nicht immer mit so großer Deutlichkeit wahrzunehmen, als im gleichaltrigen Hoden. Denn erstens ist die Apicalzelle in den jüngeren Ovarien kleiner als im gleichaltrigen Hoden, und zweitens ist sie oft so wenig gegen ihre Umgebung abgegrenzt, daß sie nur schwer als selbständiges Gebilde zu erkennen ist. Die Gestalt der Apicalzelle ist wie im Hoden, auf den frühesten Stadien der Entwicklung gewöhnlich eine flach kegelförmige[1]). Indessen zeigt die Anlage der Apicalzelle nicht immer diese typische Form; zuweilen ist ihr Plasma längs der Hüllmembran ausgebreitet und hebt sich nur wenig von derselben ab. Auf Schnitten erscheint in diesem Falle die Apicalzelle als ein schmaler, der Hüllmembran dicht angeschmiegter Plasmastreifen, der meist eine leichte sichelförmige Biegung erkennen läßt, da er der Wölbung der Hüllmembran folgt. Auf früheren Stadien ist dieses Verhalten nicht gerade häufig, später dagegen erscheint die Apicalzelle immer in dieser Gestalt.

Sie behält unveränderlich ihren ursprünglichen Platz am vorderen Ende der Eiröhre, wo man sie in allen Stadien der Hülle dicht angelagert vorfindet. Niemals tritt sie zu den Keimzellen in ähnliche Beziehung, wie im Hoden. Bei erwachsenen Raupen (außer bei *Pieris brassicae*) finden sich Anzeichen einer beginnenden Degeneration, welche während des Puppenstadiums noch fortschreitet.

Dieses ist in kurzen Sätzen, die möglichst wörtlich seiner Arbeit entnommen sind, der Inhalt seiner Arbeit über die Apicalzelle im weiblichen Geschlecht. Wenn ich so ausführlich auf diese Resultate eingegangen bin, so glaube ich das damit rechtfertigen zu können, daß ich imstande bin, die von ihm gemachten Beobachtungen zu erweitern.

---

[1]) Bei GRÜNBERG nicht hervorgehoben.

Ich treffe die Apicalzelle zum ersten Male in einem Räupchen der ersten Periode an, doch hier in einer Gestalt, die keineswegs der von GRÜNBERG beschriebenen gleich ist. Sie liegt an der Spitze jedes Keimfaches und besteht aus einem hellen Plasmaleib und einem großen Kern. Das nach dem Innern des Keimfaches zu gelegene Plasma schiebt sich zwischen die Keimzellen und tritt mit deren Plasma in Verbindung. Dieser Vorgang deutet auf eine ernährende Funktion hin (Fig. 3 *Apz.*). Sie ist also noch nicht kegelförmig der Hüllmembran angelagert, sondern sie bildet gewissermaßen einen Plasmafuß, der nach vorn verbreitert sich in das Keimfach hineinerstreckt. Die Plasmaverbreiterung liegt also nach dem Innern des Keimfaches zu. Der Kern der Apicalzelle erscheint etwas größer als die Kerne der Oogonien, und er liegt in jener Plasmaverbreiterung. Daß die Apicalzelle im weiblichen Geschlecht auf den jüngsten Stadien wirklich diese Form besitzt und nicht fälschlicherweise etwa von mir mit einer »männlichen« Apicalzelle verwechselt wurde, zeigt uns die weitere Entwicklung. Denn schon in der zweiten Raupenperiode beginnen die Apicalzellen sich verschieden zu verhalten. Im Hoden rückt sie unter Aufgabe ihrer ursprünglichen Lage gegen die Mitte des Keimfaches vor. Im Ovar scheint sich zunächst ein gleiches Verhalten einleiten zu wollen, indem sich der Plasmaleib schlauchartig verlängert, ohne jedoch den Zusammenhang mit der Hüllmembran dabei aufzugeben (Fig. 4.) Diese

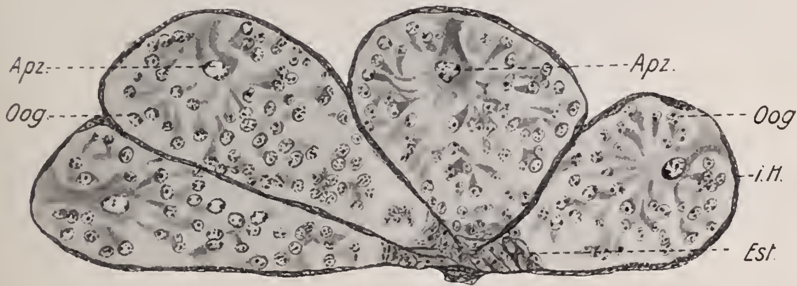


Fig. 4.

Sagittalschnitt durch das Ovar eines Räupchens vor zweiter Häutung. Vergr. 330. Die Apicalzelle ist durch die Streckung der Keimfächer etwas länger geworden. Die innere Hülle (*i.H.*) in den oberen Teil der Eiröhrenstielanlage eingedrungen.

Formveränderung hängt damit zusammen, daß gerade auf jenem Stadium eine Umwandlung der halbkugelförmigen Fächer des jungen Ovars zu Eischläuchen beginnt. Die Streckung geht ziemlich schnell vor sich. Durch ihren Zusammenhang mit der Hüllmembran wird die Apicalzelle gewissermaßen etwas emporgehoben, während sie mit ihrem Plasma mit einigen

tiefer gelegenen Oogonien noch in Verbindung steht. Auf diese Weise tritt zugleich mit der Streckung der Keimfächer eine Streckung der Apicalzelle ein, welche infolgedessen schmäler und länger als zuvor erscheint. Dies kommt besonders dort zur Geltung, wo der Plasmafuß der Apicalzelle der Hüllmembran aufsitzt. Die Apicalzelle erscheint auf diesen Stadien als ein Kegel, der mit seiner Spitze der Hüllmembran aufsitzt, also gerade umgekehrt, als Grünberg diese Zelle auf einem etwas späteren Stadium vorfindet (Fig. 5).

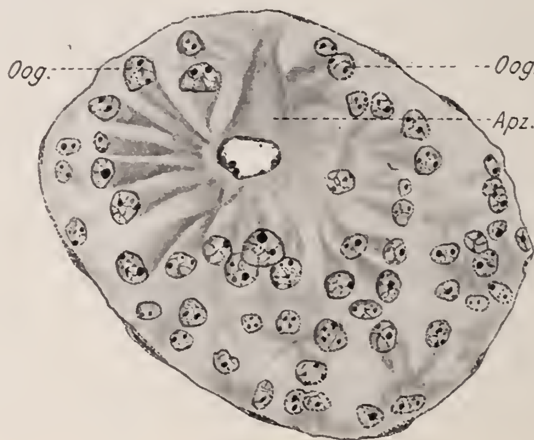


Fig. 5
stellt ein Keimfach von Fig. 4 vergrößert dar. Vergr. 700. Die kegelförmige Apicalzelle steht durch ihr Plasma in Verbindung mit den nächstliegenden Oogonien.

b) Die weitere Entwicklung der Apicalzelle.

In der dritten Raupenperiode beginnt sich die Umwandlung der Apicalzelle zu jener Form anzubahnen, in welcher Grünberg sie uns darstellt. Die Ursache dazu sind die durch Teilung sich stark vermehrenden Oogonien. Die Endkammer ist durch jenen Zellpfropf der Eiröhrenstielanlage verschlossen. Erst ganz allmählich auf späteren Stadien geht ein Eindrängen der Keimzellen in diesen Pfropf vor sich. Die Zellen, die direkt an das Keimmaterial stoßen, haben sich quer gestellt und bilden einen festen Verschluß. Infolgedessen können die Keimzellen sich nur in einem verhältnismäßig engen Raum ausbreiten, da die äußere Hülle das Wachstum der Keimfächer beschränkt. Wie wir später sehen werden, äußert sich das darin, daß die Endkammern in der äußeren Hülle eingeschlossen, in dieser umbiegen und sich dabei oft zu einem Knäuel verschlingen, um allen in der Hülle vorhandenen Platz ausnützen zu können. Das Keimmaterial drängt also in der Richtung auf die Apical-

zelle hin, und hierin ist der Grund zu ihrer beginnenden Degeneration zu suchen.

Im Hoden dagegen geht das Wachstum auf eine ganz andere Weise vor sich. Hier wird die halbkugelförmige Gestalt der Keimfächer beibehalten, indem die die einzelnen Keimfächer umgebenden Hüllen dem Wachstum nachgeben. Das Keimzellenmaterial ordnet sich hier in konzentrischen Kreisen um die Apicalzelle herum an, da es sich nach allen Seiten hin gleichmäßig ausbreiten kann. Durch das eben beschriebene Wachstum des Hodens wird ein bedeutend größerer Raum geschaffen, als es durch die Streckung der Keimfächer des Ovars der Fall ist.

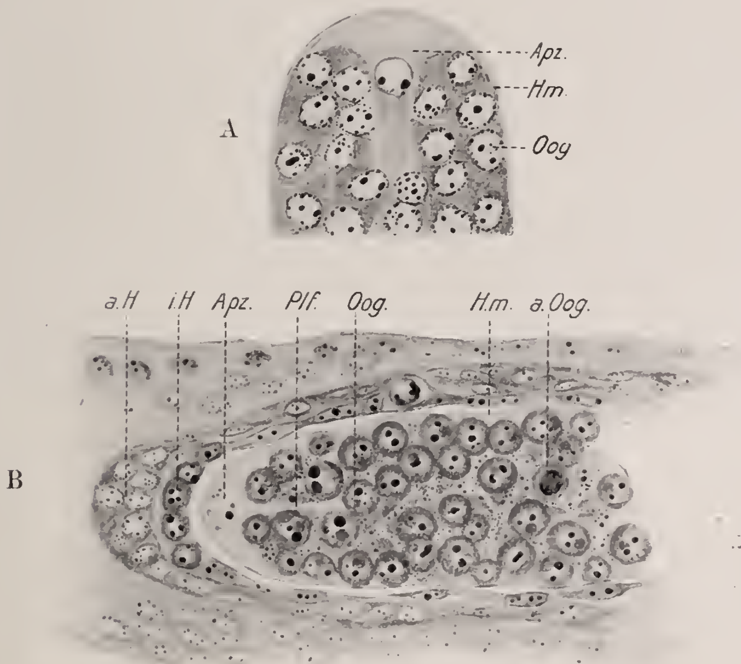


Fig. 6 A und B.

Längsschnitt durch den oberen Teil eines Keimfaches der vierten Raupenperiode. Vergr. 700. Die innere Hülle (*i.H.*) zeigt in ihrer Färbung und Chromatinanordnung einen keimzellenähnlichen Charakter. Die Kerne der Keimzellen selbst befinden sich auf einem Ruhestadium. Außer den beiden Nucleolen findet sich öfter ein großer Nebenkeimfleck. Die Apicalzelle zeigt deutlich noch einen Plasmafortsatz (*Plf.*), ein Rückbleibsel des ehemals in das Innere des Keimfaches reichenden Plasmaleibes der Apicalzelle. Unter den Keimzellen ist eine in Auflösung begriffene Keimzelle (*a.Oog.*) dargestellt.

Ein Hoden ist stets bedeutend größer als das Ovar eines gleichaltrigen Räupchens. In letzteren steht dem in der Entwicklung begriffenen Keimmaterial nur wenig Raum zur Verfügung und bald erscheint durch die

Oogonienvermehrung das erst lose Zellmaterial zu einer kompakten Masse zusammengedrängt. Besonders ist das der Fall in der Nähe der Apicalzelle, rechts und links von deren schlauchförmigem Plasmaleib. Dadurch wird die Form der Apicalzelle beeinflußt. Ihr Plasma wird zurückgedrängt und gleitet an der Hüllmembran entlang. Der Vorgang beginnt am Ende der dritten Raupenperiode damit, daß der ursprünglich nach dem Innern des Keimfaches zu gelegene Zellkern an die Hüllmembran zurückgeht (Fig. 6 A). Wahrscheinlich wird er mit dem zurückweichenden Plasma mitgenommen, der Plasmaleib wird dabei dünner, während der der Hüllmembran aufsitzende Fuß breiter wird, und infolge der gebogenen Form der Hüllmembran dieser angelagert immer mehr der von Grünberg beschriebenen Form sich nähert. Zu Beginn des letzten Raupenstadiums traf ich in einem Falle noch einen langen, wenn auch nur sehr dünnen Plasmafortsatz der Apicalzelle an. Fig. 6 B stellt diesen Fall dar. Meistens aber ist auf diesem Stadium der Plasmafortsatz verschwunden und nur noch durch eine dornartige Plasmaspitze angedeutet. Es ist damit die von Grünberg beobachtete Form eines flachen Kegels, der mit seiner Spitze in das Innere des Keimfaches zeigt, erreicht. Der Prozeß schreitet noch weiter fort. In der Puppe wird auch diese Spitze noch eingedrückt und auf Schnitten durch verschieden alte Stadien läßt sich die Umwandlung der Kegelform in eine ebenfalls von Grünberg beobachtete sichelförmige Gestalt verfolgen. Diese Form behält die Apicalzelle während der ganzen Puppenperiode und auch noch in der Imago eine ganze Zeitlang bei. Im weiteren Verlaufe jedoch degeneriert sie.

Grünberg weist nach, daß die Apicalzelle eine umgemodelte Keimzelle darstellt. Ich kann mich seinen Ausführungen in diesem Punkte nur anschließen. Im Gegensatz zu seinen Beobachtungen konnte ich an *Deilephila euphorbiae* nur feststellen, daß die Apicalzelle auf den frühesten Stadien der Entwicklung ganz dieselbe Form besitzt wie die Keimzellen. Sie unterscheidet sich auf diesem Stadium lediglich durch ihre Größe von jenen. Erst später, nachdem die Apicalzelle die eben beschriebene Entwicklung durchgemacht hat, läßt sie in keiner Weise mehr ihren Ursprung aus dem Keimmaterial vermuten. Über das Verhalten der chromatischen Substanz im Kern der Apicalzelle ist wenig zu bemerken. Auf den frühesten Stadien weist die Anordnung der Nucleolen und kleineren Chromatinpartikelchen eine große Ähnlichkeit mit der der Oogonien auf. Zwei große Nucleoli fallen besonders auf. Sie entsprechen den beiden in den Oogonien gelegenen Nucleolen. Diese Übereinstimmung in der Chromatinverteilung ändert sich. Der Kern der Apicalzelle läuft gewissermaßen in der Entwicklung den Oogonienkernen voraus. Die Nu-

cleolen zerfallen in zwei, vier oder mehrere kleinere Nucleoli. Dieser Prozeß tritt bereits in der Raupenperiode auf. In den Oogonienkernen spielt sich ein entsprechender Zerfall erst in der Puppe während der Differenzierungsvorgänge ab. Die kleineren Nucleoli der Apicalzelle liegen zunächst dicht gedrängt zusammen. Später zerstreuen sie sich über den ganzen Kern und gehen bei der Degeneration unter Auflösungserscheinungen teilweise ins Plasma über.

Ich möchte am Schlusse dieser Betrachtungen das wesentliche noch einmal kurz hervorheben. Die Apicalzelle ist eine differenzierte Keimzelle, die im Hoden und Ovar auf den jüngsten Stadien in gleicher Weise angelegt wird und zunächst eine ernährende Funktion ausübt. Diese Funktion verliert sie bald im Ovar und sie wird unter Änderung ihrer ursprünglichen Form von den wachsenden Oogonien mit ihrem Plasmaleib an die Hüllmembran gedrängt, wo sie als ein schmaler Plasmastreifen der Wölbung der Hüllmembran folgend, im Imaginalstadium der Degeneration anheimfällt.

3) Die morphologische Entwicklung während der 5 Raupenperioden.

Im Embryo bestand die Keimzellenanlage aus einem nierenförmigen Gebilde, das von zwei Hüllen umgeben war. Die äußere Hülle war aus Zellen entstanden, die außerhalb der Keimzellen lagen. Die innere Hülle dagegen war aus kleinen innerhalb der Keimzellenanlage liegenden Zellen hervorgegangen. Die Herkunft dieser Zellen konnte ich nicht verfolgen. Die weitere Entwicklung dieser Hülle läßt jedoch auf einen stark oogonienähnlichen Charakter dieses Zellmaterials schließen. Besonders ist es die Chromatinanordnung und die Färbung des Plasmas dieser Zellen, die auf solchen Ursprung hinweist. Diese Zellen der inneren Hülle entsprechen ihrem Habitus nach ganz einem Zellmaterial, welches ebenfalls eine große Ähnlichkeit mit den Keimzellen aufweist. Es sind das jene Zellen, welche als Zellpfropf zwischen dem Ausführgang und der Keimzellanlage erscheinen und die, wie bereits gesagt, später das Zellmaterial der Follikelzellen und des Eiröhrenstieles liefern. Sie werden außerhalb der inneren Hülle angelegt und erscheinen als ein ovaler Zellkomplex aus oogonienähnlichem Zellmaterial in die konkave Seite der nierenförmigen Keimzellanlage eingelagert (Fig. 3 *A.d.Est.*). Bald ändert sich dieses Bild. Die zwischen die Keimzellen eindringenden Scheidewände, welche von der inneren Hülle ihren Ursprung nehmen, setzen sich in den ovalen Zellkomplex herein ein Stück lang fort. Dadurch wird der obere Teil dieser Zellanlage ebenfalls in vier Abschnitte geteilt, die sich im unteren Teil vereinigen (Fig. 4 *Est.*). An dieser Vereinigungsstelle inseriert der Aus-

führgang, der als solider Zellstrang angelegt den späteren Ovidukt darstellt. Mit der Streckung der Keimfächer setzt auch eine Streckung jener vier neugebildeten Abschnitte der Eiröhrenstielanlage ein. Ich erwähnte schon früher, daß die äußere bindegewebige Hülle die Eiröhrenstielanlage mit einbefaßt. Der Eierstock erscheint infolgedessen jetzt als ein birnenförmiges Gebilde mit einem langen Stiel (Fig. 7). Die weitere Entwicklung während der Raupenperiode besteht darin, daß sich von den Keimzellen aus noch eine dünne Hüllmembran abscheidet (Fig. 6 *Hm.*). Es sind nun drei Hüllen vorhanden. Die äußere aus lockerem Bindegewebe (*ä.H.*), eine innere aus Keimzellen-ähnlichem Material (*i.H.*), und eine dritte als Hüllmembran (*Hm.*). Dadurch, daß das Bindegewebe der äußeren Hülle langsam zwischen die von der inneren Hülle gebildeten Scheidewände eindringt, werden die letzteren gespalten. Am Ende der fünften Raupenperiode ist dieser Vorgang soweit fortgeschritten, daß die vier Keimfächer vollkommen getrennt sind (Fig. 7). Auch zwischen die Eiröhrenstiele wuchert die äußere Hülle ein, bis dicht an die Stelle heran, wo sich die Eiröhrenstiele zum Eiröhrenkelch vereinigen. Diese Vereinigungsstelle hat sich, wie der Name sagt, kelchartig erweitert. Zugleich beginnt sich unter den Zellen des Eiröhrenstieles eine Sonderung in zwei Zellarten vorzubereiten (Fig. 9 *A*).

Fig. 7.

Längsschnitt durch den Eierstock eines Ränpchens der 5. Raupenperiode schematisch dargestellt. Die wirkliche Größe desselben beträgt etwa 2 mm. Eikammern (*E.K.*), Eiröhrenstiele (*Est.*), Eiröhrenkelch (*Est K.*) und ein kurzes Stück des Ovidnctes (*Od.*) wird noch von der änßeren Hülle (*a.H.*) nmschlossen. Die Trennung der Zellen der Anlage des Eiröhrenstieles in 2 verschiedenen Zellarten, in Follikelzellen (*Fz.*) und in Eiröhrenstielzellen (*Est.*) ist entsprechend den Entwicklungsstadien in einer jüngeren Pnppe eingezeichnet. Sie ist im 5. Ranpenstadinm also noch nicht soweit fortgeschritten, als es hier dargestellt ist.

Während die oberen nach dem Keimfach zu gelegenen Zellen sich durch Teilung so vermehrt haben, daß sie dicht aneinander gedrängt einen soliden Pfropf darstellen, hat sich der untere Teil der Zellen zu einem einschichtigen Zylinderepithel angeordnet (Fig 9 *A.Ep.*). Die gegenüberliegenden plasmatischen Zylinderzellen berühren sich dabei in der Mitte

des Eiröhrenstieles, während die Kerne nach der Außenseite zu gelegen sind. Dieses Zylinderepithel setzt sich fort bis in den Eiröhrenkelch.

Es steht nun noch die Frage nach dem Ursprunge der Zellen der Eiröhrenstielanlage offen. Wir sahen, daß dieses Zellmaterial erst erscheint, nachdem die Keimzellen sich bereits von den umgebenden Somazellen durch eine Hülle abgesondert haben. Es kann sich also hier nicht um differenzierte Keimzellen handeln, trotz der bestehenden Ähnlichkeit mit dem Zellmaterial der Keimdrüsen, sondern nur um ein den Keimzellen ähnliches Material. Aus dem oberen Teile dieses Materials gehen die Follikelzellen hervor. Die Frage nach der Herkunft dieser ist schon des öfteren zur Erörterung gelangt und hat zu den verschiedensten Meinungen geführt. Das lag daran, daß die Untersuchungen nur an der Imago des betreffenden Insektes vorgenommen wurden. Auf dem Imaginalstadium jedoch ist bereits ein großer Teil der Follikelzellen in die Endkammer hereingewandert und hat sich unter die Keimzellen gemischt. Die Folge davon war, daß man die Follikelzellen aus dem Zellmaterial der Endkammer sich entstanden dachte. Erst Grünberg (23) zeigt, daß sie aus den Zellen des Eiröhrenstieles in die Endkammer einwandern. Er findet diesen Vorgang bereits in den Raupenperioden, entsprechend der bereits konstatierten schnelleren Keimzellenentwicklung der von ihm untersuchten Objekte.

4) Die Entwicklung der Keimzellen.

Wir haben die Keimzellen auf einem Stadium verlassen, auf dem wir noch keine bestimmten Zellgrenzen erkennen konnten. Die Kerne lagen in einem grobkörnigen Plasmahaufen eingebettet. Im weiteren Verlaufe zeigt sich nun, daß diese Plasmaklumpen sich langsam umzuformen beginnen, wobei die einzelnen Zellen Kegelform annehmen (Fig. 6 *B*). Auf diesen jungen Stadien ist die Kegelform ziemlich schwer wahrzunehmen, da die Mehrzahl der getroffenen Zellen schräg durchschnitten ovale Konturen zeigt. Nur einzelne median getroffene Zellen lassen die Kegelform deutlich erkennen. Die älteren Stadien bestätigen diese Form der Zellen und die äußeren Entwicklungsverhältnisse zwischen Ei- und Nährzellen setzen sie gewissermaßen voraus. Grünberg (23) gibt uns in seiner Arbeit keinerlei Andeutung über die Gestalt der von ihm beobachteten Keimzellen. Ich muß sogar annehmen, daß er sich über diesen Punkt nicht klar gewesen ist. Vor allen geht das aus seinen Zeichnungen hervor, die er auf Taf. 18 von *Pieris brassicae* L. gibt. Sie zeigen eine derartige auffällige Übereinstimmung in der äußeren Entwicklung von Ei- und Nährzelle mit den bei *Deilephila euphorbiae* waltenden Entwicklungsverhält-

nissen, daß ich überzeugt bin, daß ihm hier dieselbe Entwicklung vorgelegen hat. Seine Fig. 41 und 42 lassen die Zellgrenzen der einzelnen Keimzellen ziemlich ganz vermissen, so daß man sich von der wahren Gestalt der Zellen nach ihnen wohl kaum eine Vorstellung machen kann. (Die Spermatogonien nehmen ebenfalls diese Kegelform an. Hier hat Grünberg sie wahrgenommen und dargestellt. Er bezeichnet sie als »Plasmaschweife der Spermatogonien«.) Die kegelförmigen Oogonien vermehren sich lebhaft durch Teilungen, welche komplexweise stattfinden, und die sich bis in die vierte Raupenperiode verfolgen lassen. Erst dann tritt ein Ruhestadium ein. Der Kern der Keimzellen ist während dieser Vorgänge in reger Tätigkeit. Er ist ausgezeichnet durch ein oder zwei auffallend große Nucleoli, die ungefähr in der Mitte des hellen Kernsaftes liegen. An der Membran des Kernes finden sich kleine Chromatinpartikelchen verstreut vor: durch Teilungen zerfallen die Nucleoli und es sammelt sich das Chromatin in der Mitte des Kernes. Darauf kommt es zur Centrosoma- und Spindelbildung. Obschon ich nun viele Äquatorialplatten auf den Schnitten angetroffen habe, ist es mir nicht möglich gewesen, die Chromosomenzahl dieser Teilungen festzustellen. Die einzelnen hier ganz gleichen runden Chromosomen rücken bei der Bildung der Äquatorialplatte so dicht aneinander, daß sie sich oft untereinander berühren, wobei die Grenzen gegeneinander verschwimmen. Am Ende der vierten Raupenperiode hören die Teilungen auf, und ein Ruhestadium tritt ein (Fig. 6 B). Zu Beginn der fünften Raupenperiode finden wir die jetzt vollkommen schlauchförmigen Keimfächer mit einem ganz gleichartigen Zellmaterial erfüllt. Hier fiel es mir zum ersten Male auf, daß die Keimzellen geordnet zu einzelnen Gruppen vereint zusammen liegen und zwar in der Weise, daß sich die Kegelspitzen vereinigen. Ob dieses Verhalten dadurch entsteht, daß sich nach vollendeter Teilung der Oogonien die Tochterzelle an die Mutterzelle anlegt, oder ob benachbarte Oogonien zu solchen Gruppen zusammentreten, konnte ich im Verlaufe der bisherigen Entwicklung nicht feststellen. Ich werde an anderer Stelle noch genauer auf diese Frage eingehen. Daß durch die Oogonienteilung entstandene Zellmaterial nimmt nach Abschluß der Teilung ein anderes Aussehen an als das Ausgangsmaterial, indem jene kleinen Chromatinkörner, die an der Peripherie des hellen Kernbläschens liegen, heller werden. Sie zerfallen zu einer breiigen Masse und nehmen einen dem außenliegenden Plasma ganz ähnlichen Charakter an. Die Kernmembran ist nur bei genauer Beobachtung aufzufinden, und bei der Betrachtung eines Schnittes durch solche Stadien gewinnt man erst den Eindruck, als ob der helle Kernsaft sich pseudopodienartig in das Plasma der Zelle verzweige, da die im Kern

an der Peripherie gelegene breiige Masse sich allmählich in den hellen Kernsaft hereinschiebt. Die Nucleoli sind auf diesen Stadien besonders groß. Oft sind sie zu einem einzigen großen Keimfleck vereinigt, oder sie sind in Teilung begriffen, und zeigen die typische Hantelform. Es können dabei zwei oder drei Nucleoli entstehen. Bei der Teilung nimmt der Nucleolus ein schleifenförmiges Aussehen an. Dann wird die Mitte der Schleife heller und es erfolgt an dieser Stelle eine Trennung. Die Nucleoli liegen stets in dem hellen Kernsaft. Jene plasmaähnliche Masse schiebt sich dabei öfters zwischen die beiden Nucleoli in den Kernsaft herein. Letzterer zieht sich um die Nucleolen herum zusammen, wodurch der runde Kern wie eine Zelle, die aus einem dunklen Plasmaleib mit zwei hellen je einen Nucleolus bergenden Kernen besteht, erscheint. Außer den Keimflecken kann man auf diesen Stadien einen großen Nebenkeimfleck wahrnehmen. Erwähnen möchte ich noch, daß eine Anzahl von Oogonien der Auflösung anheimfällt. Dabei lösen sich die Nucleoli unter quellungsähnlichen Erscheinungen auf. Die Kernmembran zerfällt, und der Inhalt des Kernes geht in das Plasma über, worauf letzteres in das Keimfach sich ergießt. Da diese Auflösungen ziemlich häufig auftreten, ist das Keimfach von Kernpartikelchen durchsetzt, die aus den aufgelösten Oogonien stammen, welche nach Grünbergs Ansicht den Oogonien zur Nahrung dienen.

II. Teil.

Das Puppenstadium.

1) Die morphologischen Entwicklungsverhältnisse des Eierstockes.

Der Eierstock eines Lepidopters gelangt bereits in der Puppe in allen seinen Teilen zur Entwicklung. Wir haben gesehen, wie im Raupenstadium die Keimfächer und die Eiröhrenstiele sich streckten und letztere sich zum Eikelch (*Est.K.*) vereinigten (Fig. 7). Am Schlusse der fünften Raupenperiode sind die schlauchartigen Keimfächer mit einer großen Zahl von indifferenten Keimzellen erfüllt und ich will diesen Teil des Eierstockes von nun an mit dem üblichen Namen »Endkammer« bezeichnen. Die fortschreitende Entwicklung äußert sich darin, daß aus der bindegewebigen Hülle der Eikelch herausgeschoben wird. Ganz allmählich folgen die Eiröhrenstiele, zunächst die unteren Teile derselben, die an ihrer der Endkammer zugekehrten Seite eine kleine Anschwellung erkennen lassen (Fig. 8 A), darauf die oberen Teile, deren Zellen zu Follikelzellen bestimmt als Zellschläuche ebenfalls aus der äußeren Hülle nun

hervortreten. Zu dieser Entwicklung wird fast die ganze Zeitdauer des Puppenlebens benötigt. Denn ungefähr 14 Tage vor dem Schlüpfen des Falters ist der Eierstock nicht größer als höchstens 5—7 mm. Zu Beginn des Puppenlebens betrug seine Größe 2—3 mm. Das Wachstum ist also in dieser Zeit außerordentlich langsam verlaufen. Umsomehr überrascht es, wenn man bei der Präparation einer Puppe, die etwa 8 Tage vor dem Schlüpfen steht, den Eierstock auf 2 cm, und bei einer Puppe, die kurz vor dem Schlüpfen steht, auf ungefähr 6 cm gewachsen vorfindet. Fig. 8 B stellt einen solchen Eierstock dar. Wir sehen, daß dieses Wachstum auf eine Verlängerung der Eiröhrenstielanlage zurückzuführen ist. Sowohl der obere als auch der untere Teil dieser Anlage hat sich um ein beträchtliches Stück gestreckt. Die Anschwellung am oberen Ende des unteren Teiles des Eiröhrenstieles ist noch erhalten und gewachsen. Von da beginnt der obere Teil des Eiröhrenstieles, der von hintereinanderliegenden, nach der Endkammer zu immer kleiner werdenden Kugeln, den Eifächern erfüllt ist (*Er*). Die Endkammer selbst liegt mit den drei zugehörigen Endkammern des einen Eierstockes in der gemeinsamen, äußeren Hülle vereint (*a.H.*). Betrachten wir nun einmal die inneren Entwicklungsvorgänge, die das eben beschriebene äußere Wachstum des Eierstockes in jenem Stadium bedingen.

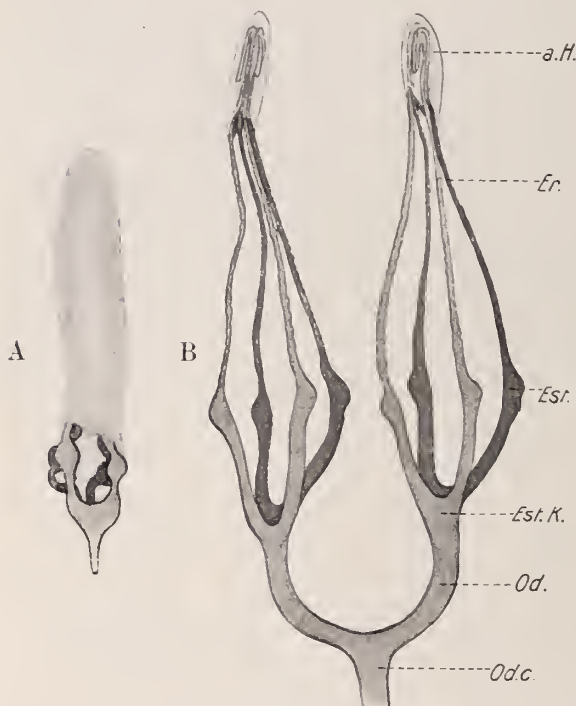


Fig. 8 A und B

stellt den Eierstock einer Puppe, welche kurz vor dem Schlüpfen steht, dar. Die Endkammern und ein Teil der Eiröhren werden von der gemeinsamen äußeren Hülle (*a.H.*) umgeben. Die innere Hülle hat das Peritonalepithel der Eiröhren (*Er.*) gebildet. Diese selbst sind erfüllt mit den kugeligen Eifächern, welche bis zu der Anschwellung, dem Beginn der Eiröhrenstiele, die Eiröhren ausfüllen.

a) Die äußere Hülle (*a.H.*)

bestand aus einem lockeren Bindegewebe und umgab die Endkammern, die Eiröhrenstiele und den Eiröhrenkelch. Sobald nun die beiden letzteren aus der Hülle herausdringen, sucht die bindegewebige Umhüllung dem Wachstum entsprechend zu folgen, indem sie in Form eines einschichtigen Epithels sich dem wachsenden Eikelch und den Eiröhrenstielen anlegt. Dies geschieht jedoch nur solange, als diese Teile ein langsames Wachstum aufweisen. Sowie kurz vor dem Schlüpfen eine gesteigerte Entwicklung jener Abschnitte des Eierstockes eintritt, vermag die äußere Hülle diesem Wachstum nicht mehr zu folgen, und sie beschränkt sich auf die Umhüllung der Endkammern, welche sie selbst in der Imago noch umgibt. Letzteres Verhalten weicht wesentlich ab von den sonstigen bisher an den Insekten und speziell an den Lepidopteren beobachteten Befunden. Ich will bei der Besprechung der Morphologie des Eierstockes der Imago auf dieses Verhalten noch zurückkommen. Der Zweck dieser Hülle besteht darin, die wachsenden Keimzellen zu schützen. Später übernimmt sie mehr eine ernährende Funktion. Ihre Zellen produzieren in reichem Maße dotterhaltige Nährsubstanzen, so daß die von der dünnen inneren Hülle umgebenen Endkammern gewissermaßen in Nährsubstanz eingebettet liegen.

b) Die innere Hülle (*i.H.*),

welche aus dem keimzellenähnlichen Zellmaterial sich aufbaute, gewinnt in der weiteren Entwicklung an Ausdehnung. Zunächst den Endkammern und der Eiröhrenstielanlage angeschmiegt, wächst sie bei der Entwicklung der Eiröhren mit und bildet die äußere Bekleidung derselben. Um die Endkammern als mehrschichtiges Epithel gelegen geht sie nach der Eiröhre zu allmählich in ein einschichtiges Epithel über, wobei sie sich der Rundung der wachsenden Eifächer anschmiegt. Sie dient als das sog. Peritonealepithel (*Pt.*) zum Schutz der Eiröhre.

c) Die Hüllmembran (*Hm.*)

bildet die eigentliche Hülle der Keimzellen während der Entstehungs-, Differenzierungs- und Wachstumsperiode. In den jüngeren Stadien, bis zum Beginn des Puppenstadiums, umfaßt sie nur die Endkammer. Nach vollendeter Differenzierung, im Puppenstadium, dringt sie mit den vordringenden Eifächern in die Follikelzellen herein, letztere zum Teil mit einschließend, zum Teil außerhalb liegen lassend. Sie bildet innerhalb der Eiröhre eine Hülle um die einzelnen Eifächer, von denen ein jedes aus einem Nährkomplex und einer Eizelle sich zusammensetzt. Zwischen dieser Hülle und der äußeren Eiröhrenwandung befindet sich der eine Teil von Follikelzellen, welcher außerhalb liegen blieb und der für die wachsenden Keimfächer Nährsubstanz liefert.

2) Die Differenzierung der Zellen der Eiröhrenstielanlage.

a) zu Zellen des Eiröhrenstieles und b) zu Follikelzellen.

a) Wie bereits im ersten Teil der Arbeit erwähnt wurde, macht sich in der fünften Raupenperiode eine Trennung der Zellen des Eiröhrenstiels in zwei Arten bemerkbar. Während der die Endkammer verschließende Teil, den ich seiner Lage nach kurz als den oberen Teil der Zellen bezeichnet habe, zu einem soliden Zellpfropf aus dicht aneinander gedrängten Zellen heranwächst, ordnet sich der untere Teil der Zellen längs der membranösen Wendung der Eiröhrenstielanlage zu einem Cylinderepithel an. Grünberg (23) beobachtet denselben Vorgang am *Bombyx mori.* Freilich scheint nach seiner Beschreibung eine weitere Differenzierung als die eben beschriebene nicht eingetreten zu sein. (23, Tafel 18 Fig. 34, 35, 38.) Bei *Deilephila euphorbiae* dagegen setzt sich dieser Prozeß fort in der Puppe. Während bei *Bombyx mori* das Zellmaterial der Follikelzellen in den Hohlraum (Fig. 9 *L* = Lumen), der durch die Epithelbildung im Innern des späteren Eiröhrenstieles entsteht, frei hereinreicht, wird bei *Deilephila euphorbiae* eine deutliche Trennung zwischen beiden Zellarten geschaffen (Fig. 9 A, B, C, D). Dieses geht in folgender Weise vor sich: Die Epithelzellen vermehren sich. Infolgedessen drängt die Epithelschicht gegen den oberen Teil der Zellen, die dicht aneinander gelegen ein Eindringen in ihr Zellmaterial nicht zulassen, und sie schiebt sich nach Innen zu an der soliden Zellmasse entlang ein. (Fig. 9 B). Bei diesem Vorgang wird die umhüllende Membran (*u.M.*) der Eiröhrenstielanlage, die schlauchartig Follikel- und Epithelzellen einschließt, zerrissen, indem zunächst an der Stelle, wo die Epithelzellen einrücken, eine Einstülpung der Membran (*En.*) entsteht, da die daran anliegenden Cylinderzellen sie mit hereinziehen. Schließlich zerreißt sie, und es tritt nun eine vollkommene Trennung beider Zellarten dadurch ein, daß die nach innen gerichteten Rißflächen miteinander verwachsen, während sich die darüberliegenden Zellen wie eine Kappe über das neue Gebilde stülpen (Fig. 9 C). Die beigegebene Darstellung wird diesen Vorgang am besten erklären. Auf diese Weise wird der einleitende Apparat von dem Teile des Eierstocks, in welchem die Eibildung und das Wachstum des Eies erfolgt, vollständig getrennt. Durch das Umbiegen des Epithels an der Berührungsstelle mit den Follikelzellen entsteht eine kleine Anschwellung. Die langen in zwei bis drei Schichten hintereinander liegenden cylindrischen Zellen sind gewissermaßen an dieser Stelle um einen Punkt konzentrisch angeordnet (Fig. 9 D). Durch Wachstum und Zellvermehrung wird diese Anschwellung bedeutend

größer. In ihrem Innern entsteht ein Lumen, das sich in den stielartigen Ausläufer dieser Anschwellung fortsetzt, und das durchzogen wird von Plasmafäden, so daß der Hohlraum ein parenchymatöses Aussehen zeigt (Fig. 9 D). In einer Puppe, die kurz vor dem Schlüpfen steht, finden wir



Fig. 9 A bis D.

Die Trennnng des Zellmaterials der Eiröhrenstiele in Follikelzellen und Zellen des Eiröhrenstieles. (Vgl. Fig. 6.) Der obere Teil der Eiröhrenstielanlage wird zu Follikelzellen (*Fz.*), während der untere Teil sich zn einem Epithel (*Ep.*) umwandelt. An der Berührnngsstelle beider Zellarten entsteht eine Einschnürung (*En.*), welche fortschreitet und zur vollständigen Trennnng beider Zellarten führt (Fig. C). Dnrch die Abschnürung nnd das Wachstum entsteht eine Anschwellung, in der sich später ein Lumen (*L.*) bildet, das sich fortsetzt bis in den Eiröhrenkelch.

diese Anschwellung noch vor. (Vgl. Fig. 8.) Sie muß von den Eifächern, sobald sie bis dahin vorgedrungen sind, durchbrochen werden. Dabei werden die in Betracht kommenden Eifächer, welche als erste diese Stelle passieren müssen, oft zusammengeschoben. Fig. 10 stellt einen Querschnitt durch mehrere derartig deformierte Eifächer dar. Die Anschwellung verschwindet erst in der Imago, indem der dahinter gelegene zunächst schwächere Eiröhrenstiel zu der gleichen Stärke wie die Schwellung heranwächst. Die davor gelegene Eiröhre hingegen erreicht höchstens die Hälfte dieses Umfangs, und es entsteht infolgedessen an dieser Stelle ein plötzlicher Übergang eines schmalen in einen breiteren Teil.

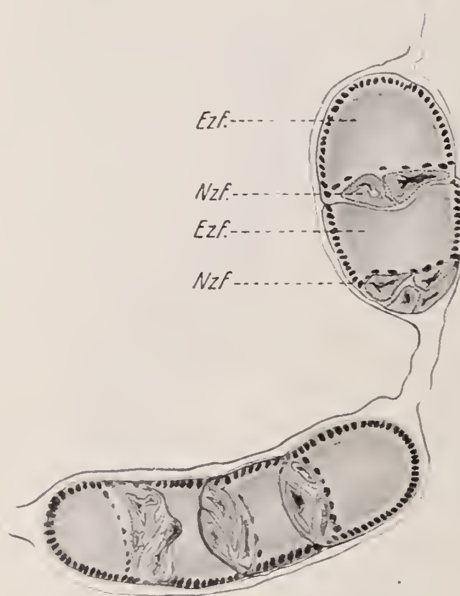


Fig. 10.

Ineinandergeschobene Eifächer. Die znerst in den Leitnngsapparat eindringenden Eifächer mnssen die Zellwand dnrchbrechen, welche den Leitnngsapparat bzw. den Eiröhrenstiel von der Eiröhre trennt (vgl. Fig. 9 D), bevor dieser Widerstand überwunden wird, werden die vordringenden Eifächer zusammengeschoben.

Einen für die Entwicklung der Eier bei weitem wichtigeren Anteil erlangt der obere Teil des Zellpfropfes, welcher, wie schon bekannt, die Follikelzellen zu liefern bestimmt ist. Wir werden im folgenden sehen, wie diese Zellen auf die mannigfachste Art und Weise zum Aufbau des Eies und Eierstockes verwendet werden, und ich will diese Vorgänge beschreiben, wie sie sich chronologisch nacheinander abspielen. Sie stehen in engster Beziehung zum Wachstum der Keimelemente. Wir sehen, wie während der Differenzierung des Zellmaterials das Volumen von Ei- und Nährzellen durch Wachstum sich vergrößert, und wie die zu Zellkomplexen zusammengeschlossenen Keimzellen in den Zellpfropf, der die Endkammer verschließt, eindringen. (Tafel VI, Fig. 3.) Dadurch wandert ein großer Teil der Zellen dieses Zellpfropfes an der Wandung der Endkammer entlang in letztere ein und bildet längs der Hüllmembran einen epithelartigen Belag. (Tafel VI. Fig. 1, 2.)

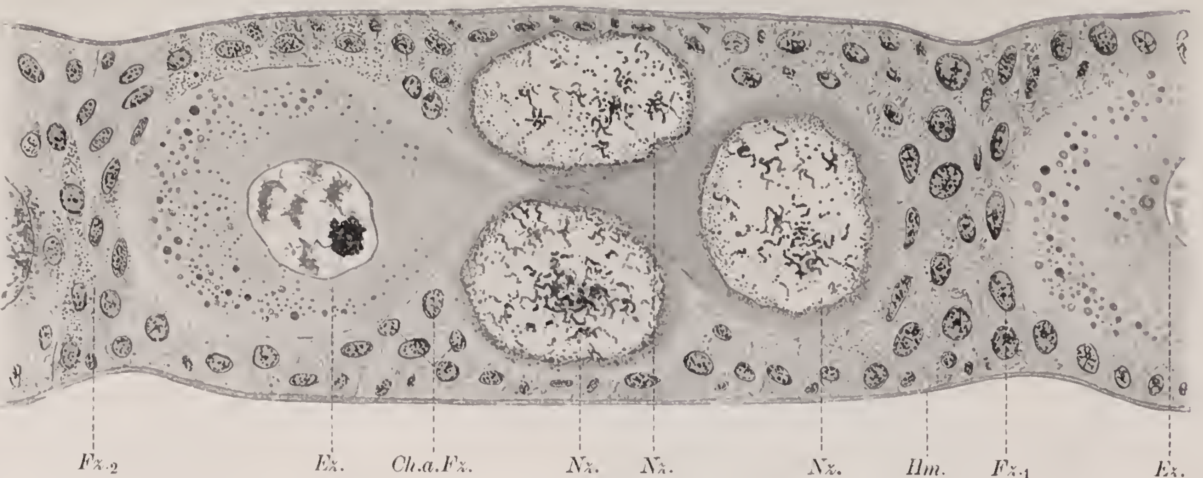


Fig. 11.

Wachsendes Keimfach der Endkammer. Vergr. 700. Diese Darstellung soll das enorme Wachstum dieser Stadien zeigen. Die gezeichnete Gruppe ist um 3 Fächer älter als die letzte, auf Fig. 3 abgebildete. Durch das Wachstum wird der seitlich von der Keimzellengruppe gelegene Teil der Follikelzellen nach oben (Fz_1) und nach unten (Fz_2) verdrängt. Infolgedessen kommt zwischen die einzelnen Eifächer eine größere Anzahl Follikelzellen zu liegen.

c) Umbildung eines Teiles der Follikelzellen zu Dotterzellen.

Verfolgen wir zuerst einmal das Schicksal dieser Zellen. Sie entwickeln sich bei *Deilephila euphorbiae* zu einer Art von Zellen, wie sie bisher bei der Eientwicklung in dieser Form und an dieser Stelle noch nicht zur Beobachtung gelangt ist. Es handelt sich um eine Umwandlung der als Epithel die Endkammer auskleidenden Follikelzellen zu Dotterzellen.

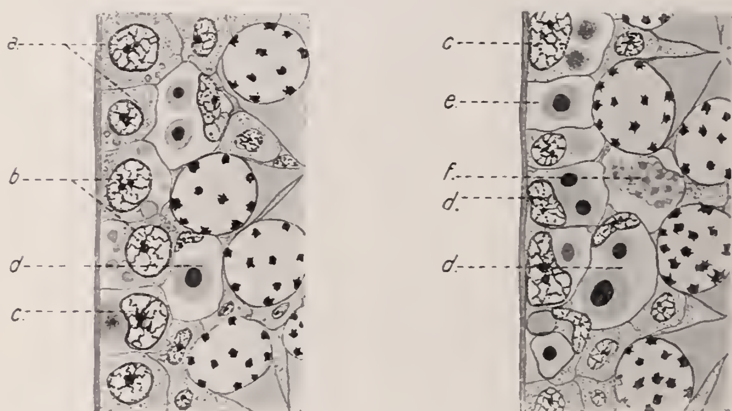


Fig. 12.
Die Umwandlung der Follikelzellen zu Dotterzellen. Die Buchstaben *a—f* stellen die Entwicklungsgrade vom Anfang bis zum Ende des Dotterbildungsprozesses dar.

(Tafel VI, Fig. 1. 2. 3.) (Fig. 12 *Dz.* a—f.) Bei der Durchsicht der Längsschnitte durch den Eierstock einer Puppe von jüngerem Alter zeigte es sich, daß die eben zur Eizelle differenzierten Zellen in dem sie umgebenden Plasmahof bereits Dotterkügelchen enthielten, obschon die Nährzellen sicher auf diesem Stadium noch nicht in Tätigkeit getreten waren; die Follikelzellen umgaben noch ungeordnet die Eizelle. Der Ursprung der Dotterbildung mußte also in der Eizelle selbst liegen, oder der Dotter mußte auf eine andere Art, als wie es gewöhnlich durch die Nährzellen und Follikelzellen geschieht, in die Eizelle gelangt sein. Man kann nun beobachten, daß der Dotter der Eizelle erst dann auftritt, nachdem sich um die letztere ein bläschenförmiger Hohlraum gebildet hat. Zugleich damit ändert die kegelförmige Eizelle ihre Gestalt, indem sie nach allen Seiten hin pseudopodienartige Plasmaausläufer ausstreckt, die mit der Peripherie des gebildeten Hohlraumes in Verbindung zu treten suchen und diesen netzartig durchsetzen. (Tafel VI, Fig. 2 *Ez.*) Ein Schnitt durch diesen Hohlraum erscheint als ein heller Hof um die Eizelle, und die Dotterkügel-

chen liegen der Begrenzung dieses Hofes genähert. In dem kurz davor liegenden Teile der Endkammer, in dem die Hofbildung noch nicht begonnen hat, sehen wir, daß sich in der Nähe der sich zur Eizelle differenzierenden Zelle unter den umliegenden Follikelzellen einige der äußeren Form nach wohl den letzteren gleiche, ihrem Inhalt nach jedoch von ihnen abweichende Zellen befinden. Während die typischen Follikelzellen einen Kern und einen hellen Plasmaleib aufweisen, sind jene abweichenden Zellen meist mit einer dunklen dotterähnlichen Masse erfüllt, in der ein schwarzer Nucleolus liegt. Diese Zellen lassen sich bis in die Differenzierungszone verfolgen, und sie liegen mit einer gewissen Regelmäßigkeit im Inhalt der Endkammer verteilt. Nur in dem äußersten Ende der Endkammer, die das indifferente Zellmaterial enthält, fehlen die dunklen Gebilde. Dieser Umstand steht im Zusammenhang mit dem Ursprung dieser Zellen. Wir finden sie zu Beginn ihres Auftretens unter jenen Follikelzellen gelegen, die als Epithel die Endkammer auskleiden. Die Untersuchung ergibt, daß sie aus der letzteren Zellart ihren Ursprung nehmen, und Objekte, welche mit Carnoyscher Flüssigkeit konserviert wurden, geben zur Beobachtung dieses Vorganges die günstigsten Schnittbilder. Alle mit osmiumhaltiger Flüssigkeit behandelten Objekte dagegen sind für diese Untersuchungen unbrauchbar, da sich die von der Zelle gebildete Dottersubstanz stark schwärzt, und der Inhalt der Zelle infolgedessen als ein schwarzer Klumpen erscheint. Die Dotterbildung nimmt ihren Anfang (Fig. 12 a—f) damit, daß in dem Plasma der Zelle kleine gelbliche Partikelchen auftreten, die sich zu kleinen Körnern vereinigen. Diese Körner liefern durch Verschmelzung miteinander ein oder zwei größere Dotterkugeln. Diese nehmen jetzt fast den ganzen Zellraum ein und haben den erst mehr zentral gelagerten Zellkern in eine der Ecken der Zellwand gedrängt. Dabei wird der Kern deformiert. Das Plasma ist vollkommen zu Dotter umgewandelt, und der zwischen den einzelnen Dotterkugeln gelegene Raum erscheint vollkommen leer. Die Zellgrenzen bleiben erhalten. Im weiteren Verlaufe schwindet auch noch der Kern der Zelle. Er wird von dem Dotter aufgenommen; denn sobald der Zellkern geschwunden ist, erscheint in den Dotterkugeln ein großer schwarzer Nucleolus. Damit hat die Zelle ein Aussehen angenommen, das den Ursprung aus der Follikelzelle nicht mehr erkennen läßt. Die neugebildeten Zellen erscheinen als eine von den Follikelzellen getrennte Zellart, und ich möchte sie nach ihrem Inhalt als Dotterzellen bezeichnen. Sie liegen in dem Epithel der Hüllmembran in der Weise verteilt, daß meistens drei bis vier solche Zellen auf den verschiedensten Verwandlungsstadien begriffen, nebeneinander liegen. Später hingegen finden wir diese Dotterzellen auch

im Innern der Endkammer verteilt und zwar mit Regelmäßigkeit stets in unmittelbarer Nähe der zur Eizelle differenzierten Zelle. Es entsteht nun die Frage, wie diese Zellen von der Hüllmembran bis unter das innere Zellmaterial gelangen und weshalb sie gerade in der Nähe der Eizelle gelegen sind. Wir sahen, wie das Epithel aus dem Zellpfropf hervorgehend an der Hüllmembran entlang wuchs. Auf späteren Stadien finden wir es bis zum äußersten Ende der Endkammer, bis an die abschließende Apicalzelle heranwachsen. Teilungsfiguren, die sich in diesem Epithel vorfinden, weisen auf eine Vermehrung dieser Zellen hin. Dadurch werden die Dotterzellen aus dem Epithel herausgedrängt und gelangen unter die Keimzellgruppen, zwischen welche sie sich einschieben. Es entsteht bei diesem Vorgange ein mehrschichtiges Epithel. Die erste Lage wird von einer zweiten dahinter sich bildenden Epithellage verdrängt, und die erste Lage schiebt sich, je nach den Raumverhältnissen in die Keimzellgruppen ein. Je weiter die Differenzierung fortschreitet, umso deutlicher tritt es hervor, daß sich die im Zellmaterial verstreuten Dotterzellen unmittelbar an die Eizelle anlegen (Tafel VI, Fig. 3). Dieses Verhalten kann durch keine rein äußerlichen Umstände hervorgerufen werden, da ein Zellkomplex aus Ei- und Nährzellen ein annähernd rundes Gebilde darstellt, das sich anfangs aus gleich großen kegelförmigen Zellen zusammensetzt. Höchstwahrscheinlich beruht dieser Vorgang auf chemotaktischen Einflüssen. Es setzt darauf die Hofbildung um die Eizelle ein und die an der Peripherie dieses Hofes außengelegene Dotterzelle beginnt unter quellungsähnlichen Erscheinungen ihres Nucleolus sich in einzelne Dotterkügelchen zu zerlegen. Sie liegt der Hofmembran auf diesem Stadium eine Zeitlang direkt an. In weiterem Verlaufe platzt die Zellwand der Dotterzelle und ergießt ihren Inhalt in die Eizelle. Dieser Vorgang findet mehrere Male hintereinander statt (Tafel VI, Fig. 3), so daß die Eizelle auf diese Weise eine nicht unbeträchtliche Dottermenge in Form von größeren Kügelchen erhält. Auf den späteren Entwicklungsstadien, auf denen ein einzelnes Keimfach die Eiröhre in ihrer ganzen Breite ausfüllt, geschieht die Dotteraufnahme direkt aus dem einschichtigen Epithel. Diese Dotterkügelchen bleiben während der ganzen Wachstumsperiode in der Eizelle unverändert erhalten und finden sich infolgedessen in allen Eizellenfächern vor.

So überraschend aufs erste dieser Vorgang der Dotterbildung erscheint, so ist er im Grunde genommen doch weiter nichts, als eine Modifikation der sonstigen Funktion der Follikelzellen. Es ist bekannt, daß die Follikelzellen, nachdem sie die Eizelle mit einem schützenden Epithel umgeben haben, mit der Sekretion von Dottersubstanz in der Form von feinsten Tröpfchen beginnen. Diese Sekretion soll gegen Ende der Ausbildung der

Eizelle zum fertigen Ei zunehmen und in einer Auflösung des Kernes der Follikelzellen ihren Höhepunkt erreichen. Ich werde später noch über ganz ähnliche Verhältnisse bei *Deilephila euphorbiae* zu berichten haben. Die Entwicklung der weiterhin noch aus dem Zellpfropf stammenden Follikelzellenarten und deren Verwendung will ich erst im III. Teil der Arbeit beschreiben, da sie rein äußerlich von der Bildung der Eifächer, die im Puppenstadium vor sich geht, abhängig ist.

3) Die Keimzellendifferenzierung.

a) Ursprung der Nährzellen.

Ehe es zu der Bildung der Eifächer kommt, können wir an dem Zellmaterial der Endkammer gewisse Änderungen wahrnehmen, für die man den Namen »Keimzellen-Differenzierung« geprägt hat. Man verstand unter diesem Ausdruck bis vor wenigen Jahren folgendes: Die Endkammer eines nährzellenbildenden Insektes enthält ein indifferentes Zellmaterial, aus dem die Eizellen, die Nährzellen und die Follikelzellen hervorgehen. Man hielt demnach die Follikelzellen und die Nährzellen für differenzierte Oogonien. Wie ich schon erwähnt habe, wies Grünberg (23) nach, daß die Follikelzellen sicher nicht diesen Ursprung nehmen, und ich kann diesen Befund nur bestätigen. Die neueren Untersuchungen über den Ursprung der Nährzellen der Insekten haben nun überraschende Resultate gezeitigt. Es ergab sich nämlich, daß die Nährzellen bei den Insekten nicht als differenzierte Oogonien zu betrachten sind, sondern vielmehr als die Tochterzellen derselben.

Ein derartiges Verhalten hat Will (6) zum ersten Male bereits im Jahre 1886 für *Colymbetes fuscus* beschrieben. Diese Beobachtungen wurden 1901 von Giardina von neuem festgestellt und Günthert (31) erweiterte 1910 diese Untersuchungen insofern, daß er alle Dytisciden auf diese Vorgänge hin untersuchte und für alle ein gleiches Verhalten feststellte.

1912 erschien eine Arbeit von Brauns (32), der, angeregt durch die Untersuchungen von Günthert und Giardina, die Entstehung und Funktion der Nährzelle bei *Forficula auricularia* L. bearbeitete. Er fand, daß hier die Nährzelle als eine Tochterzelle der Oocyte entsteht, indem die Oocyte sich teilt in eine Ei- und eine Nährzelle. Diese Arbeit von Brauns war mir insofern von besonderem Interesse, weil die bei ihm gebildete Nährzelle ihrem Kern und ihrer Funktion nach ganz dem Typus der von mir bei *Deilephila euphorbiae* vorgefundenen Nährzelle entspricht. Der Gedanke an eine gleichartige Entstehung lag nahe. Doch der Umstand, daß bei *Deilephila euhporbiae* mehrere Nährzellen zur Ausbildung gelangen,

macht diese Entstehungsweise unmöglich, zumal da sich in der Endkammer von der Zone an, in welcher sich diese Oocytenteilung vorfindet, bis zur definitiven Ausbildung der Zellen zu Nährzellen keine weiteren Zellteilungen mehr vorfinden. Es können also nicht durch eine einmalige Teilung einer Oocyte eine Eizelle und mehrere zugehörige Nährzellen entstehen. Ein Teil davon muß vorher bereits in dem indifferenten Zellmaterial vorhanden gewesen sein. Diese Tatsache spricht eher für eine Entstehung der Nährzellen auf eine Art, wie Giardina und Günthert sie bei den Dysticiden nachgewiesen haben.

Dazu kommen noch die in beiden Fällen auffallend gleichen Lagebeziehungen (vgl. Fig. 13 A u. B) der Eizellen zu den Nährzellen, die sicher nicht durch einen Zufall sich in dieser gleichen Weise herausgebildet haben. Es widerspricht auch in keiner Weise einer gleichen Entwicklung, daß die von Giardina und Günthert beobachteten Nährzellen eine runde Kernform besitzen, während die Kerne der Nährzellen von *Deilephila euphorbiae* eine gelappte Form annehmen. Ich will später zeigen, daß die letztere Kernform lediglich als ein aus Druckverhältnissen in dem durch die Follikelzellhülle eingeschlossenen Eifach entstandenes Gebilde zu betrachten ist. Ursprünglich besitzen ja auch die Nährzellkerne von *Deilephila euphorbiae* eine kugelige Kernform (Tafel VI, Fig. 2), die sie solange beibehalten, als die Follikelzellen das Eifach lose umgeben. Giardina und Günthert weisen nun nach, daß die Nährzellen bei *Dytiscus* u. a. als Tochterzellen der Oogonien ihren Ursprung nehmen, und ich möchte nach dem eben Gesagten für *Deilephila euphorbiae* eine gleiche Entstehung der Nährzellen annehmen. Fig. 13 B, die eine differenzierte Eizelle von *Deilephila euphorbiae* mit den ihr aufsitzenden Nährzellen darstellt, mag die Gleichheit der äußeren Entwicklungsverhältnisse von Ei und Nährzellen mit denen von *Dytiscus* zeigen, welche in Fig. 13 A nach Günthert wiedergegeben sind.

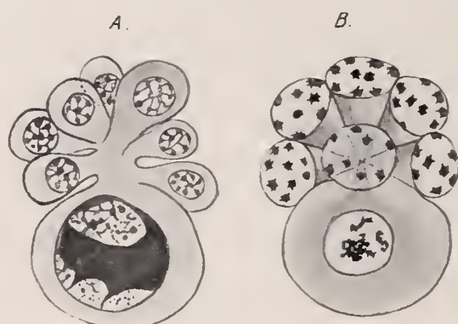


Fig. 13.

Fig. A. Die Entwicklungsverhältnisse der Eizelle zu den Nährzellen bei *Dytiscus* (nach Günther).
Fig. B. Die Entwicklungsverhältnisse der Eizelle zu den Nährzellen bei *Deilephila euphorbiae*.
Beide Darstellungen sollen die Gleichheit der vorliegenden Entwicklungsweise demonstrieren.

Was die Chromatinvorgänge bei der Entstehung der Nährzellen an-

betrifft, so sind sie in beiden Fällen verschieden. Bei *Dytiscus* erhält diejenige der beiden Schwesterzellen, welche zur Eizelle wird, ein Plus von Chromatin in Form eines Chromatinringes. Man kann hier also bereits feststellen, welche von den beiden Zellen zur Nährzelle und welche zur Eizelle wird. Dieses Verhalten fehlt bei *Deilephila euphorbiae*, und die durch die Oogonien- und Oocytenteilung gebildeten Nährzellen unterscheiden sich in keiner Weise von der Eizelle. Wir haben nach Abschluß dieser Teilungen einen Zellkomplex aus äußerlich vollkommen gleichwertigen Zellen vor uns. Das aber sind Verhältnisse, wie sie uns ganz ähnlich BRAUNS von *Forficula auricularia* L. schildert. Er findet jene letzte Teilung, welche dem Ruhestadium folgt. Er sieht in ihr die von GIARDINA und GÜNTHERT beschriebene »Differentialmitose der Oocyte«, und er behält diesen Ausdruck bei, obwohl sich der Begriff derselben, wie er selbst sagt, gegenüber dem von GIARDINA und GÜNTHERT zugrunde gelegten wesentlich verschiebt. Denn er konnte beobachten, daß aus der Oocytenteilung zwei wenigstens zunächst qualitativ und quantitativ vollkommen gleiche Zellen hervorgehen. Erst durch die Wiederauflösung der Chromosomen, die auf eine zweifache Weise vor sich geht, beginnt sich eine Differenzierung der beiden Tochterzellen einzuleiten. Dies ist ein Verhalten, wie ich, wie schon gesagt, es nun ebenfalls bei *Deilephila euphorbiae* vorfinde. Auch hier entstehen nach der Teilung zwei vollkommen gleichwertige Tochterzellen. Diese Zellen beginnen darauf in jene Entwicklungsstadien einzutreten, welche man als »Keimzellendifferenzierung« bezeichnet hat. Während bei BRAUNS jedoch das Schicksal der beiden Tochterzellen im Verlaufe dieser Vorgänge von Anfang an ein getrenntes ist, können wir an *Deilephila euphorbiae* dieses Verhalten nicht wahrnehmen, indem alle Zellen die ersten Stadien der Chromatinentwicklung hier gemeinsam durchlaufen (Tafel VII, Fig. 10). Diese bestehen in einer Art Fadenstadium, in welches alle Zellen, die in jener Zone gelegen sind, eintreten. Bei *Forficula* hingegen durchlaufen nur die Nährzellen diesen Prozeß und die Eizellen treten während dieser Zeit in einen Trennungsprozeß des trophischen Chromatins vom generativen ein. Erst nach dem Durchlaufen dieses ersten Fadenstadiums tritt bei *Deilephila euphorbiae* eine Auflösung der beiden Nucleolen ein, und zwar ebenfalls von da ab auf eine zweifache Art, die uns den getrennten Zellcharakter dieses erst gleichartigen Zellmaterials erkennen läßt. Es stellt sich dabei heraus, daß die eine von dem aus sechs Zellen bestehenden Zellkomplex anderer Natur ist, als die fünf zu ihr gehörigen Zellen. Diese eine Zelle ist immer eine ihrer Lage in der Endkammer nach ganz bestimmte. Sie liegt stets nach dem Ausführgang zu. Es ist nun nicht anzunehmen, daß diese Ver-

schiedenheit in der Entwicklung von der rein äußerlichen Lage jener Zelle abhängig ist. Ich möchte vielmehr die dem Ausführgang zugekehrte Lage der Eizelle als eine sekundäre Erscheinung betrachten, die sich erst im Laufe der Entwicklungsverhältnisse herausgebildet hat. Dafür scheinen einige, wenn auch nur wenige Ausnahmefälle zu sprechen, in denen ich diese Zelle von der sonst üblichen Lage abweichend vorfand. Der verschiedene physiologische Charakter der Kerne muß jedoch schon vorher vorhanden gewesen sein. Wir haben auf dem Stadium kurz nach der Differenzierung zu Ei- und Nährzellen Zellgruppen vor uns, die sich aus sechs Zellen zusammensetzen. Zwei von den sechs Zellen einer jeden Gruppe sind aus der letzten Teilung hervorgegangen. Diese Teilung entsprach der von Giardina, Günthert und Brauns beschriebenen »Differentialmitose der Oocyten« und ergab eine Eizelle und eine Nährzelle. Weitere Oocytenteilungen und damit verbundene weitere Bildung von Nährzellen konnte nicht beobachtet werden. Demnach müssen die vier noch zu jeder Gruppe gehörigen Nährzellen bereits vorher entstanden sein, d. h. aus den Oogonien hervorgegangen sein und sind somit als Tochterelemente derselben zu betrachten. Es scheint also in der Entwicklung des Keimzellenmaterials von *Deilephila euphorbiae* eine Kombination der von Brauns und Günthert beobachteten Vorgänge vorzuliegen, indem vier von den Nährzellen, entsprechend den Beobachtungen von Günthert, als Tochterzellen der Oogonien entstehen, während die 5. Nährzelle entsprechend den Beobachtungen von Brauns, aus der einen der beiden gleichartigen Tochterzellen der Oocytenteilungen hervorgeht.

Kehren wir nun zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen, den im Ovar der Puppe sich abspielenden Vorgängen zurück. Bei der Beschreibung des Keimzellenmaterials der fünften Raupenperiode hatten wir das Ruhestadium dieser Zellen kennen gelernt. Zu Beginn des Puppenstadiums wird dieser Ruhezustand aufgegeben. Dies äußert sich in einem Zerfall der Nucleolen (Tafel VI, Fig. 1). Bei einem Teile der Zellen rücken die Zerfallstücke in die Mitte des Kernes vor und bilden rundliche Chromosomen, die sich bald zur Äquatorialplatte anordnen. Aus der Teilung gehen zwei vollkommen gleiche Zellen hervor, die mit den schon vorhandenen, sich nicht mit teilenden Zellen in ihrem äußeren Habitus übereinstimmen. Die Zone dieser letzten Zellteilung wird dadurch begrenzt, daß sofort nach der Teilung das gesamte Zellmaterial der Endkammer — abgesehen von den Follikelzellen — eine eigenartige Veränderung erfährt. Es treten in dem Zellenkernsaft feine Gerüstfäden auf, die sich mit einer gewissen Regelmäßigkeit durch das Kernbläschen ziehen. Zu gleicher Zeit ordnet sich das Chromatin der Kerne und verschmilzt wieder zu zwei Nucleolen,

die sich ihrerseits wieder zu einem großen Nucleolus vereinigen. Vor und nach der Vereinigung der Nucleolen wird von letzteren Chromatin in Form von kleinsten Partikelchen abgegeben, welche an den Fäden suspendiert werden. Diese Chromatinabgabe feinster Partikelchen läßt sich nicht direkt beobachten. Daß jedoch das an den Fäden suspendierte Chromatin aus den Nucleolen stammt, läßt sich daraus schließen. daß die Fäden in der Nähe der Nucleoli am stärksten mit Chromatinpartikelchen besetzt sind. Ferner deutet die Tatsache, daß die spätere, sichtbare, reichliche Chromatinabgabe ihren Ausgang von den Nucleolen nimmt, ebenfalls auf diesen Ursprung hin. Günthert und Brauns haben denselben Vorgang beobachtet und beschrieben. Eine Zeitlang behält der Zellkern nur einen großen Nucleolus. Wir finden in der Endkammer mehrere Schichten solcher Zellgruppen hintereinander liegend vor (vgl. Tafel VII, Fig. 10). Die Chromatinabgabe wird fortgesetzt, und indem die Körnchen an dem Fadennetz entlang gleiten, nehmen die erst kaum sichtbaren Fäden ein solideres kontinuierliches Aussehen an. Unter Bildung der Hantelform zerlegt darauf der Nucleolus sich von neuem in zwei kleinere Nucleoli, die wiederum eine Chromatinabgabe erkennen lassen. Auf diese Weise tritt an den Fäden eine Überfüllung ein, und die kleinen Partikelchen verschmelzen zu Körnern, die an den Fäden befestigt, letztere als Perlschnuren erscheinen lassen. Diesen Vorgang der Chromatinabgabe in den Kernsaft machen die späteren Nährzellen und Eizellen gemeinsam durch. Brauns konnte ein derartiges Verhalten nur von den zu Nährzellen sich differenzierenden Zellen beobachten, während die Eizellen bei ihm in das Knäuel- oder Fadenstadium nicht eintreten. Die mit Osmium behandelten Schnitte zeigten nun, daß das von den Nucleolen abgegebene Chromatin einer Auflösung anheimfällt. Die Nucleoli erscheinen tief schwarz, die abgegebenen Partikelchen dagegen werden heller und gehen allmählich in eine braune, dem Plasma ähnliche Farbe über. Man hat diese Zone, welche das Fadenstadium zeigt, als Synapsiszone bezeichnet. Auf sie folgt die Differenzierungszone. In ihr tritt der getrennte Zellcharakter des Zellmaterials der Endkammer zum ersten Male sichtbar zu Tage, da von da an eine getrennte Entwicklung des Keimzellenmaterials einsetzt.

b) Die Differenzierung der Nährzelle.

Betrachten wir zunächst die Entwicklung derjenigen Zellen, welche sich zu Nährzellen ausbilden. (Tafel VI, Fig. 1—3.) Das Charakteristische dieser Zellart besteht darin, daß die in den Kernen enthaltenen Nucleolen durch fortwährenden Zerfall Chromatin an das Zellplasma abgeben, welches darin gelöst wird und von der Nährzelle als Nährsubstanz an die Ei-

zelle abgegeben wird. Die Chromatinabgabe geschieht auf Kosten der beiden Nucleolen, die am Ende ihrer Leistungsfähigkeit schließlich unter Quellungserscheinungen aufgelöst werden. Die beiden Nucleolen sind ungefähr in der Mitte des Kernes gelegen. Wie wir sahen, zogen sich die Fäden des Synapsisstadiums mit einer gewissen Regelmäßigkeit durch das helle Kernbläschen. Diese Regelmäßigkeit kommt dadurch zustande, daß diese Fäden sich nicht kreuz und quer, wie es sonst öfters von diesem Stadium dargestellt wird, durch das Kernbläschen ziehen, sondern daß sie in ihrem Verlaufe der Kernbläschenmembran folgen. Die weitere Entwicklung dieser Fäden besteht darin, daß sie sich schleifenförmig kontrahieren. Die erst perlschnurartige Kette erhält dadurch, daß die Körnchen miteinander verschmelzen, ein homogenes Aussehen. Die erst länglichen Schleifen verkürzen sich immer mehr, indem sie dabei an Dicke zunehmen. Dies geht soweit, daß sie schließlich als dyadenähnliche Gebilde erscheinen. Sie zeigen auf diesen Stadien eine große Ähnlichkeit mit den beiden Nucleolen des Kernes, und unterscheiden sich von letzteren nur durch ihre hellere Färbung. Darauf geht die dyadenähnliche Form in eine tetradenähnliche Form über, und die ersten Anzeichen der beginnenden Auflösung machen sich bemerkbar. Man kann ganz deutlich feine fadenartige Ausläufer erkennen, die von den Tetraden aus sich in den Kernsaft erstrecken. Allmählich bildet sich um jede der Tetraden ein Hof aus einer helleren Masse. Indem dieser Prozeß fortschreitet, werden die Tetraden mit der Zeit auf diese Weise zu einer helleren dotterähnlichen Masse verwandelt, die in einzelne kleine Tröpfchen zerfällt. Die Tröpfchen sammeln sich an der Peripherie der Kernmembran und liegen zu einer Zone vereinigt der Membran an. Die beiden Nucleolen, welche das an den Fäden suspendierte Chromatin lieferten, bleiben zunächst unverändert erhalten. Sobald jedoch die eben geschilderte Auflösung der Tetraden einsetzt, gehen die Nucleoli in Teilung über, die sich an den entstandenen Teilstücken wiederholt. Anstelle der Nucleolen liegen zwei Ansammlungen von dyadenförmigen Chromatinpartikelchen, die sich in Kürze über den Kern verteilen. Dieser hat an Größe bedeutend zugenommen. Auch der Plasmaleib der Nährzelle ist gewachsen. Dies geschieht auf Kosten der gelösten Tetraden, indem die gelöste Chromatinsubstanz durch die Kernmembran diffundiert. Ich glaube das daraus schließen zu dürfen, weil das Plasma der Nährzellen bereits auf diesen Stadien bei einer Färbung mit Heidenhainschem Hämatoxylin diese Kernfarbe schwach annimmt, im Gegensatz zu dem Plasma der Eizelle, welche farblos erscheint. Wir werden noch sehen, daß die Färbbarkeit des Plasmas der Nährzellen mit gesteigerten Chromatingehalt noch zunimmt.

c) Die Differenzierung der Eizelle.

Wenden wir uns nun dem Schicksal der Zelle zu, welche sich als Eizelle erweist. Im Gegensatz zu den Nährzellen, bleibt in ihr das Chromatin in Form von Nucleolen erhalten. Es zerfällt wohl im Laufe der Entwicklung einige Male in eine Anzahl kleinerer runder Nucleoli, die sich öfter jedoch wieder zu den ursprünglichen Nucleolen zusammenschließen, ohne daß nach dem Synapsisstadium noch einmal eine Chromatinabgabe stattfände. Wir haben offenbar in diesen beiden Nucleolen das Idio- oder Geschlechtschromatin vor uns, während das im Synapsisstadium abgegebene Chromatin das trophische Chromatin des Eizellkernes darstellt.

Die in den Nährzellenkernen sich abspielenden Vorgänge gehen nun auch in der Eizelle vor sich. Trotzdem besteht ein Unterschied in diesen beiden Entwicklungen. Denn in der Eizelle werden diese Vorgänge verlangsamt und führen allmählich zum Stillstand. Entsprechend den Vorgängen in der Nährzelle beginnen die Fäden in der Eizelle sich ebenfalls zu kontrahieren. Diese Kontraktion läuft indessen nicht in eine Tetradenbildung (Tafel VI, Fig. 2) aus, sondern sie findet schon vorher ihr Ende. Schleifenförmig bleiben die Fäden im Kern erhalten und fallen in dieser Phase einer langsamen Auflösung anheim. Es entstehen dabei wie an den Tetraden fadenförmige Ausläufer. Es unterbleibt jedoch jene Umwandlung in eine hellere Substanz und damit ein Zerfall derselben in Körnchen. Wie schon erwähnt wurde, zeigt letzteres nicht die dem Nährzellplasma eigentümliche schwache Färbung mit Kernfarbstoff. Eine ganz entsprechende Verlangsamung tritt in der weiteren Entwicklung der Nucleolen ein. Sie treten viel später in eine Teilung ein als die Nucleolen der zugehörigen Nährzellen. Im Laufe der Entwicklung kommt es jedoch ebenfalls zu jenen erwähnten Anhäufungen von Teilungsstücken. Damit aber findet die den Nährzellen gleiche Entwicklung ihr Ende. Während sich die im Nährzellkern gebildeten Chromatinstücke im Kernsaft verstreuen, nähern sich die beiden Chromatinanhäufungen in der Eizelle einander und vereinigen sich zu einem Knäuel, der wie eine mehrmals verschlungene Perlenschnur erscheint.

Während dieser Entwicklungsphasen treten die einzelnen Zellkomplexe immer deutlicher hervor. Es zeigt sich, daß jeder Eizelle eine gewisse Zahl von Nährzellen zugehört. Sowohl die Form der Eizellen als auch die der Nährzellen ist eine kegelförmige. Die Basis der Kegel wird von dem Kernbläschen gebildet, so daß jeder Kegel eine sphärische Basis erhält. Die Anordnung der einzelnen Zellen eines solchen Komplexes ist eine

derartige, daß die Eizelle stets dem Ausführgang zu gelegen ist, während die Nährzellen der Eizelle aufsitzen. Die Spitzen der kegelförmigen Zellen konvergieren nach dem Punkt, in welchem sie der Eizelle aufsitzen. Auf diese Weise stehen alle fünf Nährzellen an einer Stelle mit der Eizelle in Verbindung. Ein ganz entsprechendes Verhalten konnte Günthert an *Dytiscus* beobachten (vgl. Fig. 13 *A*). Nach der Differenzierung setzt ein schnelles Wachstum der Zellen ein. Ich will diese Vorgänge, da sie sich zum größten Teile in der Imago abspielen, im folgenden Kapitel behandeln.

III. Teil.

Das Imaginalstadium.

1) Die Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparates.

Die allgemein morphologischen Verhältnisse am Eierstock der Lepidopteren sind bekannt. Paarig angeordnet setzt er sich aus zwei Eileitern (*Od.*), die sich zu einem gemeinsamen Ausführgang, dem Oviduktus communis (*Odc.*) vereinigen, zusammen (Fig. 14). In jeden der paarigen Ovidukte münden die vier Eiröhrenstiele (*Est.* 1, 2, 3, 4), an der Vereinigungsstelle den Eiröhrenkelch (*Est.K.*) bildend. Dem Eiröhrenstiel sitzt die Eiröhre auf, die sich ihrerseits in die Endkammer fortsetzt. Was die in den Leitungsapparat einmündenden Anhänge des Geschlechtsapparates anbetrifft, so verweise ich auf die Beschreibung von Johannes Meisenheimer (27), dessen Befunde hierüber sich mit den meinigen decken und dessen Bezeichnungen und Abkürzungen ich auf meine Zeichnung (Fig. 14) übertragen will. Als abweichend von Meisenheimers Darstellung wäre zu erwähnen, daß bei *Deilephila euphorbiae* das Receptaculum seminis in einem langen sich verjüngenden Drüsenschlauch ausläuft, im Gegensatz zu dem von *Lymantria dispar* dargestellten kurzen anschwellenden Drüsenschlauch. Ein wesentlicher Unterschied besteht ferner darin, daß sich die Eiröhre scharf absetzt gegen den Eiröhrenstiel und daß die Endkammern von *Deilephila euphorbiae* keinen Endfaden besitzen, mit denen sie am Rückengefäß befestigt werden könnten. Es bleiben hier alle vier Endkammern in einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle vereint. Diese Hülle ist bei dem von Meisenheimer untersuchten Objekt während des Puppenlebens abgestreift worden. Bei *Deilephila* jedoch bleibt sie erhalten, und durch Tracheen, welche den zu einem Knäuel verwickelten Eierstock durchsetzen, wird die Befestigung bewirkt. Ein gleiches Verhalten erwähnt W. Röpke (35). Er findet es ebenfalls bei einem Sphingiden,

bei *Smerinthus*, vor. Es war mir nun möglich, noch einen Sphingiden, *Deilephila Galii*, daraufhin zu untersuchen. Ich konnte bei ihm dieselben Verhältnisse feststellen und dieses Verhalten scheint mir demnach eine besondere Eigentümlichkeit der Schwärmer zu sein.



Fig. 14.

Der weibliche Geschlechtsapparat von *Deilephila euphorbiae* dorsal gesehen. Vergr. etwa 12mal. Rechter Eierstock, wie er sich beim Öffnen der Imago darbietet, linker heranspräpariert. *Bc.* = Bursa copulatrix, *Drs.* = Drüsenschlauch des Receptaculum seminis, *Estk.* = Eiröhrenkelch, *Er.* = Eiröhre. *Est.* = Eiröhrenstiel, *Kdr.* = Kittdrüsen, *Ob.* = Ostium bursae, *Od.* = paarige Ovidukte, *Odc.* = unpaarer Ovidukt, *Rs.* = Receptaculum seminis, *V.* = Vagina, *Vt.* = Vestibulum.

In dem Eierstock eines befruchtungsfähigen Falters finden wir fast alle Entwicklungsstadien der Eier vor. Hintereinander geschaltet läßt sich auf diese Weise der Werdegang des Eies von Stadium zu Stadium verfolgen. Das eben Gesagte gilt jedoch nur mit einer gewissen Einschränkung; denn die Differenzierungsstadien sind in den meisten Fällen im Falter nur noch lückenhaft anzutreffen, da das Material der Endkammer bis auf einen geringen Rest bereits in der Puppe zur Differenzierung gelangt. Zur genaueren Erkenntnis dieser Vorgänge ist das Puppenstadium erforderlich. Die Oogonienteilungen fanden bekannterweise schon in der vierten Raupenperiode ihr Ende. Sie fehlen naturgemäßerweise ganz im Eierstock des Falters. Auch die Entstehung und der Verbrauch der Follikelzellen, die beide im engen Zusammenhang mit der Eibildung stehen, läßt sich im Falter nicht ohne weiteres mehr nachweisen.

2) Die Verwendung der Follikelzellen.

In der Puppe beginnen die wachsenden Keimzellengruppen in jenen, die Endkammer verschließenden Zellpfropf einzudringen. Die Keimzell-

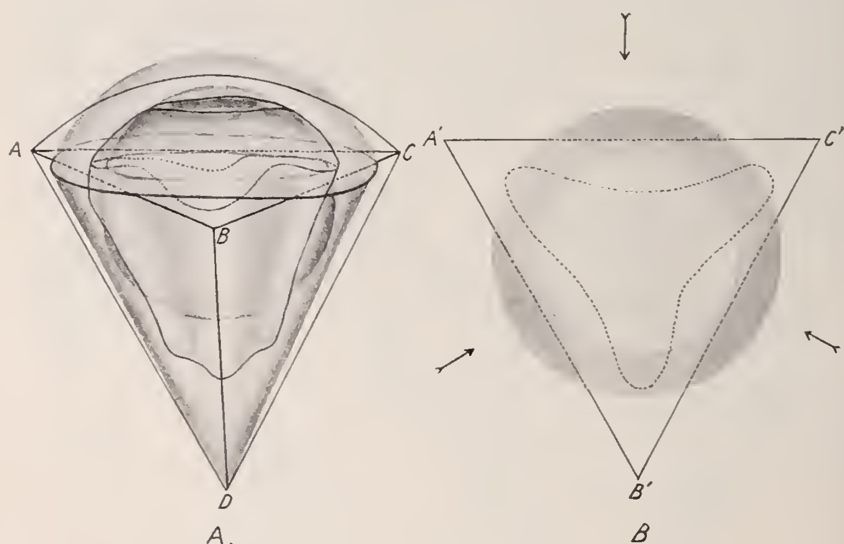


Fig. 15.

Die Umwandlung der kegelförmigen Nährzelle in eine Pyramidenzelle (schem.). A. In grauem Ton ist die ursprüngliche Kegelzelle mit dem in ihr enthaltenen kugeligen Kernbläschen dargestellt. Schwarz konturiert ist die neugebildete Pyramidenzelle und das deformierte Kernbläschen. In der Höhe der Basis ist ein Schnitt durch beide Zellen gelegt (*A B C*). B. *A' B' C'* stellt den Querschnitt *A B C* durch Fig. A in der Projektion dar. Der äußere und innere Kreis schließen grau gehalten einen Querschnitt durch den Plasmamantel der Kegelzelle ein. Der innere Kreis stellt den quergeschnittenen kugligen Kern der Nährzelle dar. Die Pfeile deuten die Druckrichtung an. An der Stelle des größten Druckes entsteht eine Plasmabucht in den Kern, an der Stelle des verminderten Druckes eine Kernbucht in das Plasma.

gruppen haben beträchtlich an Größe zugenommen und drängen das Zellmaterial des Pfropfes gegen die Umhüllungsmembran der Eiröhrenstielanlage. Diese streckt sich und tritt aus der äußeren bindegewebigen Hülle heraus. Kurz vor dem Schlüpfen des Falters wurde dieser Vorgang besonders beschleunigt. Sobald das Wachstum der Keimzellengruppen einsetzt, drängt eine Gruppe die andere vor sich her in die Follikelzellen herein. Auf diese Weise entsteht derjenige Teil des Eierstockes, welcher die wachsenden Eifächer enthält und als Eiröhre bezeichnet worden ist.

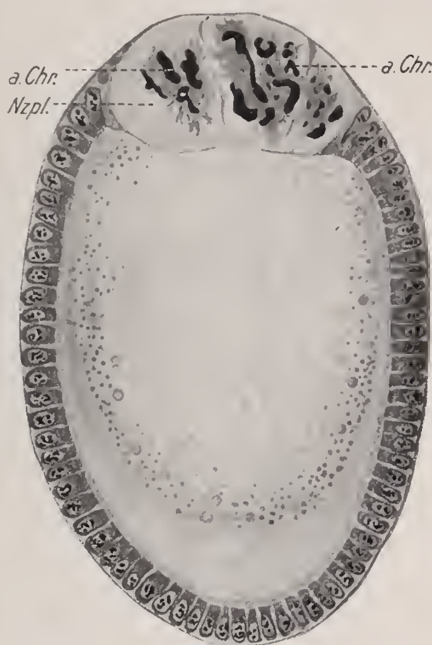


Fig. 16.
Die chromatische Kernsubstanz der Nährzellen ist zu länglichen Klumpen geballt. Gesteigerte Sekretion der Follikelzellen.

Diese erfährt im Imaginalstadium eine bedeutende Vergrößerung, im Gegensatz zu den Eiröhrenstielen und dem Ovidukt, die unter Verkürzung ein Stärkerwerden aufweisen. Dadurch, daß eine Zellgruppe hinter der anderen in den Zellpfropf eindringt, entsteht eine perlschnurartige aufgereihte Kette von Eifächern. Zur Umhüllung, Ernährung und Verbindung der einzelnen Fächer untereinander wird nun der noch übrige größere Teil der Zellen des Zellpfropfs verbraucht. Die verschiedene Verwendung ergibt sich aus dem Eindringen der Zellgruppen in die dicht gedrängten Follikelzellen. Verfolgen wir eine derartige aus Eizelle und

Nährzellen zusammengesetzte Keimzellgruppe bei ihrem Eindringen (Tafel VI, Fig. 1—3).

Um die kegelförmige Eizelle hat sich ein Hof gebildet, welcher körperlich ein kleines Bläschen darstellt. Die Nährzellen sitzen der Spitze der Eizelle auf, welch letztere vom Hof umgeben noch deutlich die kegelförmige Gestalt erkennen läßt. Die einzelnen Nährzellen selbst sind gewachsen und haben sich dadurch und infolge ihrer Konvergenz nach einem Punkt eng aneinandergedrängt (Fig. 13 B). Sie bilden zusammen ebenfalls ein ungefähr kegelförmiges Gebilde, das dem Bläschen an dem beschriebenen Punkt aufsitzt. Die Follikelzellen schieben sich nun zwischen den Nährzellenkomplex und die Eizelle, indem sie den zwischen dem Hof der Eizelle und dem Nährzellenkomplex gelegenen Raum ausfüllen. Jene Stelle, wo die Nährzellen mit der Eizelle in Verbindung stehen, bleibt dabei natürlich von Follikelzellen frei. Zu der gleichen Zeit ordnen sich die dem Komplex aus Ei- und Nährzellen zunächstliegenden Follikelzellen epithelartig an und umschließen ihn, so daß wir nun ein Eifach erhalten. Die zwischen Nährzellen und Eizelle gelegenen Follikelzellen werden dabei mit einbeschlossen und bilden in der Folge eine Scheidewand zwischen dem Nährzellkomplex und der Eizelle, welche an der Verbindungsstelle offen bleibt (vgl. Fig. 11 *Qu.a.Fz.*). Von dem außen umschließenden Follikelepithel mehrschichtig ausgehend, geht die Follikelquerwand nach dem Innern in ein einschichtiges Epithel über. Dieser Zustand ändert sich mit steigendem Wachstum. Das mehrschichtige Follikelepithel verschwindet und die vergrößerten Zellen füllen diesen Raum als einschichtiges Epithel aus. Sie gehen dabei in das die Eizelle umgebende Cylinderepithel über, so daß es den Eindruck erweckt, als ob diese Scheidewand sekundär von dem Follikelepithel der Eizelle zwischen die beiden Zellarten des Eifaches eingeschoben worden wäre (Fig. 18 *Fzep.*). Fälschlicherweise wird auch die Entstehung dieser Zellwand in den bisherigen Arbeiten als vom fertigen Follikelepithel ausgehend beschrieben. Ferner heißt es, daß diese Zellwand ungefähr in der Mitte ein »Loch« freiließe, durch welches später die Sekretion der Nährzellen erfolgen soll. Diese Darstellung bedarf der Korrektur, denn wie bereits gesagt, ist es kein Loch, welches an einer beliebigen Stelle freigelassen wird, sondern die Scheidewand kann an dieser ganz bestimmten Stelle nicht zusammenwachsen, da dort die Nährzellen schon von ihrer Entstehung an mit der Eizelle in Verbindung stehen. Grünberg (23, Taf. XVIII Fig. 45) gibt von *Bombyx mori* eine Zeichnung, an der sogar zwei solcher Löcher freigelassen sind. Diese Zeichnung beruht vermutlich darauf, daß er die körperliche kegelförmige Gestalt der Eizellen und Nährzellen nicht erkannt hat.

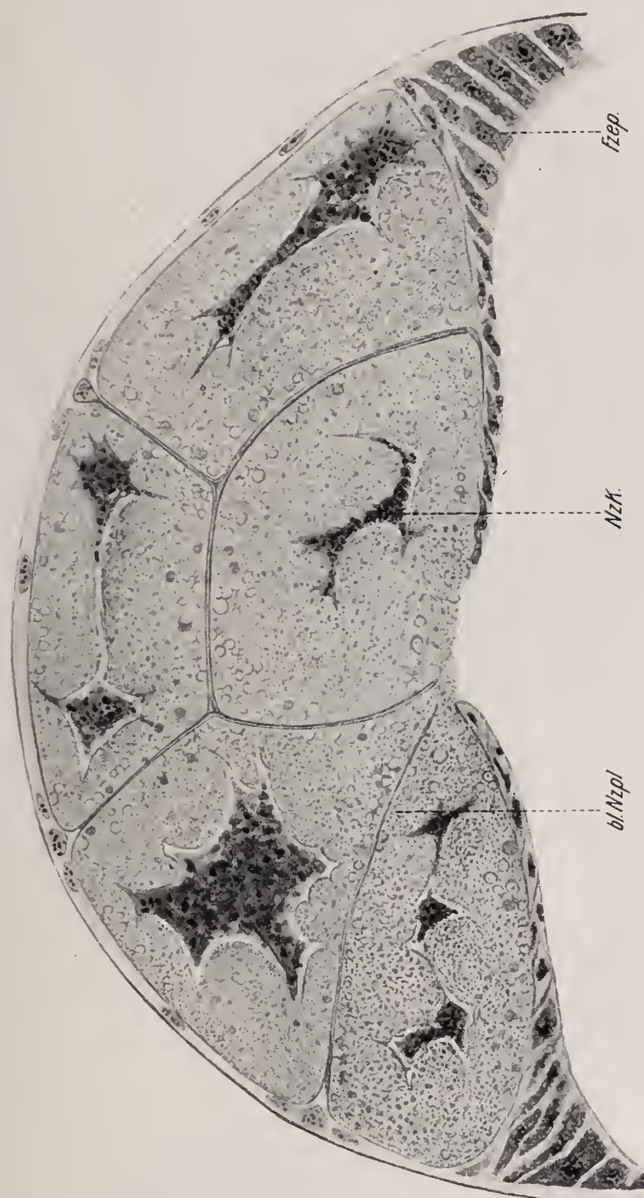


Fig. 17.

Nährzellenkappe in beginnender Auflösung. An den Zellgrenzen der Nährzellen zeigt das Plasma eine blasige Struktur (*blNzpl.*). Infolge der starken Plasmabuchten erscheinen die Kerne außerordentlich verzweigt. Das Chromatin hat sich mehr nach der Mitte der Kerne zurückgezogen unter teilweiser Lösung kleiner Partikel. Zwischen Chromatin und Zellplasma erscheint eine Zone von hellem Kernsaft.

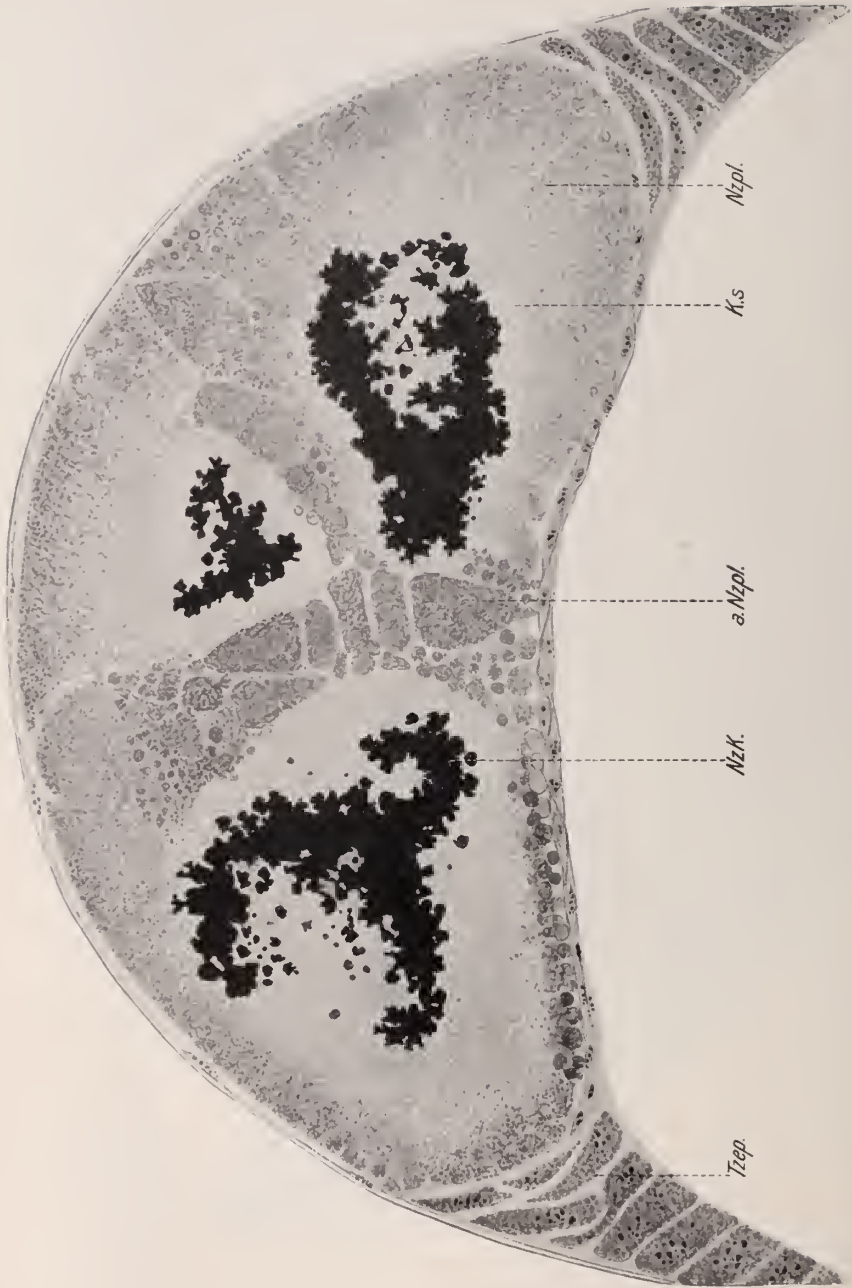


Fig. 18.

Auflösung der Nährzellen. Das Nährzellenplasma beginnt sich in Dottersubstanz umzuwandeln. Die chromatische Substanz hat sich verklumpt und steht kurz vor dem Zerfall in einzelne Klumpen (vgl. Fig. 25). Der Kernsaft selbst erscheint, da er gelöste Chromatinsubstanz enthält, granuliert. Die Zellgrenzen sind verschwunden.

Die eine Eizelle und die zugehörigen Nährzellen sind beim Eindringen in die Follikelzellen im Wachstum begriffen. Auf einem Längsschnitt durch mehrere hintereinander folgende Keimzellengruppen dieser Stadien sieht man, daß rechts und links von jeder Gruppe eine mehrfache Lage von Follikelzellen sich vorfindet (Tafel VI, Fig. 3). Mit fortschreitendem Wachstum nähern sich die Zellen der Keimzellengruppen immer mehr der Umhüllungsmembran der Eiröhre. Zugleich bilden die der Gruppe direkt anliegenden Follikelzellen eine Art Epithel um die Gruppe herum und schließen sich durch eine ausgeschiedene Membran von den anderen Follikelzellen ab. Unter Zurückdrängen der rechts und links gelegenen Follikelzellen nach vor- und rückwärts (Fig. 11 *Fz*1, *Fz*2) wächst ein solches Eifach heran und füllt schließlich die Eiröhre in ihrer Breite aus. Dadurch kommen zwischen die aufeinanderfolgenden Eifächer die seitlich verdrängten Follikelzellen zu liegen, und sie werden zum Teil dazu benutzt, eine Verbindung zwischen den aufeinanderfolgenden Eifächern herzustellen. Die Art und Weise, wie das geschieht, ist recht interessant. Das Plasma der Eizelle stülpt sich in die vorliegenden Follikelzellen hinein, bis es die Nährzellen des vorausgehenden Eifaches erreicht hat, und wie es bei der Eizelle geschah (Tafel VI, Fig. 6), ordnen sich nun auch die dem Plasmaausläufer anliegenden Follikelzellen zu einem Epithel an, dessen Zellen in der Folge sich zu Cylinderzellen umwandeln. Letztere vergrößern sich, berühren sich dann mit den gegenüberliegenden Epithelzellen und schieben sich dadurch ineinander (Tafel VI, Fig. 7). Dieser Vorgang beginnt an den Nährzellen der vorangehenden Gruppe und endet am Follikelepithel der Eizelle, deren vorher ausgestrecktes Plasma nun wieder in die Eizelle zurückgedrängt worden ist. Es entsteht auf diese Weise zwischen den einzelnen Eifächern ein solider Strang aus bindegewebigen quergestellten Zellen. Die Follikelzellen, die zu beiden Seiten des Verbindungsstieles gelegen übrig bleiben, werden während der Wachstumsperiode zur Ernährung der Eifächer aufgebraucht (Tafel VI, Fig. 4—7, *Fz.R.*). Sie bilden, ganz ähnlich den Dotterzellen der Endkammer, unter Schwinden ihres Kernes und Plasmas eine dotterähnliche Nährmasse, die sich jedoch nicht zu kleinen Kügelchen zusammenballt, sondern als breiige Masse in den Zellen liegen bleibt. Man kann verfolgen, wie mit steigendem Wachstum die Eifächer näher aneinanderrücken, und die dazwischen gelegenen dotterhaltigen Zellen allmählich verschwinden. Es bleibt noch übrig, auf den Teil der Follikelzellen genauer einzugehen, welcher sich in Form eines Epithels um die aus Eizelle und Nährzellen bestehende Gruppe legte. Anfangs bilden diese Zellen eine regelmäßige einschichtige Hülle um das Eifach (Tafel VI, Fig. 4 *e.Fzep.*). Dieses Verhalten ändert sich im Verlaufe

der Wachstumsperiode. Das um die Eizelle gelegene Epithel formt seine Zellen zu typischen Cylinderzellen um und gibt dem Wachstum der Eizelle dadurch nach, daß es durch fortgesetzte lebhafte Teilung sich vermehrt (Tafel VI, Fig. 8). Anders verhalten sich die den Nährzellen aufsitzenden Epithelzellen. Hier finden wir keine Teilungen und die erst mehr cylindrischen Zellen gehen in plattenförmige über und bedecken als dünne Membran die vergrößerte Oberfläche des Nährzellenkomplexes (Fig. 13 u. Tafel VI, Fig. 6, 7). Sie bleiben für die Ernährung des Eies funktionslos. Vielleicht könnte man eine Erklärung für die Umwandlung dieser Zellen zu äußerst dünnen Platten darin suchen, daß dadurch die Diffusion der notwendigen Nährstoffe leichter wird, als wie es durch ein regelmäßiges Follikelepithel möglich wäre. Das Follikelepithel selbst hat zunächst nur den Zweck, die Eizelle während ihres Wachstums gegen Einflüsse von außen her zu schützen. Eine Sekretion findet erst am Schlusse der Wachstumsperiode statt, nachdem die Nährzellen ihre Funktion aufgegeben haben. (Tafel VII, Fig. 10 *Fzs.*) Mit zunehmender Auflösung der Nährzellen steigert sich die Substanzabgabe des Follikelepithels und ich will später ausführen, womit dieses Verhalten begründet zu sein scheint. Mit der plötzlichen Größenzunahme der Eizelle, die durch Einverleiben des größten Teiles der aufgelösten Nährzellen bewirkt wird, lockert sich der Verband der Follikelzellen. Es wird bei diesem Vorgang ein großer Teil ihres Plasmakörpers, vermischt mit chromatischen Bestandteilen, von den Follikelzellen an die Eizelle abgegeben. Der Follikel platzt darauf und bleibt als Corpus luteum zurück, welches resorbiert wird.

3) Die äußeren Entwicklungsverhältnisse von Ei- und Nährzellen während der Wachstumsperiode.

Betrachten wir zunächst die Größenverhältnisse. Wir wissen, daß nach beendeter Differenzierung die Ei- und Nährzellen gleich groß sind und dieselbe kegelförmige Gestalt besitzen (Tafel VI, 1, 2). Erst mit der Hofbildung um die Eizelle herum ändert sich dieses Verhalten. Das Plasma der Eizelle setzt sich mit der Peripherie des Hofes in Verbindung, so daß die Peripherie allmählich als Begrenzung der Eizelle angesehen werden muß. Durch fortgesetzte weitere Ausbreitung des Eizellplasmas in das umgebende Bläschen, verliert die Eizelle ihre kegelförmige Gestalt vollständig. Sie geht über in eine halbkugelförmige, welche Form dadurch zustande kommt, daß die Nährzellen wachsen und kappenartig der Eizelle aufsitzen. Durch die Hofbildung erlangt die Eizelle gegenüber der einzelnen Nährzelle einen Größenvorsprung, den die letztere nicht einholt. Die

Bläschenbildung um die Eizelle geht sehr rasch vonstatten, und die Größe des gebildeten Hofes übertrifft in kurzer Zeit die Größe der ganzen Nährzellengruppe (vgl. Tafel VI, Fig. 3). Ei- und Nährzellen werden, wie wir schon sahen, von einem gemeinsamen Follikel umgeben und es entsteht dadurch ein kugeliges Gebilde, das Eifach (Tafel VI, Fig. 4). Durch die schon geschilderte Follikelquerwand wird eine Trennung zwischen der Eizelle und den Nährzellen hergestellt. (Tafel VI, Fig. 4 *Fep.*, Fig. 5 *QuaFz*, *Ez.*, *Nzf.*) Das Eifach zerfällt somit in zwei Abteilungen, die als Nährzellenfach und Eizellenfach bezeichnet werden. Die Größe dieser Fächer zueinander wechselt während der Wachstumsperiode. Anfangs bildet das Nährzellenfach ungefähr ein Drittel des Eifaches und sitzt kappenartig dem Eizellenfach auf. Im weiteren Verlaufe wächst nun das Nährzellenfach und wird größer als das Eizellenfach, so daß jetzt das Verhältnis beider Fächer umgekehrt erscheint. Das Wachstum der Nährzellen erreicht einen Höhepunkt, von welchem ab eine Zunahme der Eizelle eintritt, bis wieder das alte Bild hergestellt ist, und die Nährzellengruppe den kleineren Raum des Eifaches einnimmt. (Tafel VI, Fig. 8, 9.) Die Kerne beider Zellarten machen den Größenwechsel nicht mit. Hier zeigen die Kerne der Nährzellen von Beginn der Differenzierung an ein Wachstum, hinter welchem der Kern der Eizelle zurückbleibt (Tafel VI, Fig. 1—3). Die Kerne der Nährzellen gehen dabei allmählich in eine gelappte Form über. Zugleich mit dieser Formveränderung des Kernes geht eine Umbildung der äußeren Form der Nährzelle vor sich, mit welcher die Kerndeformation in engstem Zusammenhang steht. Ich wurde auf diese Verhältnisse dadurch aufmerksam gemacht, daß die Quer- und Längsschnitte durch die Nährzellengruppen der verschiedensten Eifächer ein regelmäßiges, bei allen Eifächern auffallend ähnliches Bild zeigten (Tafel VII, Fig. 10). Diese Regelmäßigkeit in der Lappung der Kerne muß auf eine andere Art entstanden sein als es bisher dargestellt wurde.

Ich will zunächst etwas näher auf die bisher bestehenden Ansichten über die Bildung der gelappten Kernform der Nährzellen eingehen.

Korschelt[1]) erklärte diese Kernform als amöboide Bewegungen des Kernes. Will (6) führte sie zurück auf eine an der Oberfläche des Kernes sich abspielende Substanzabgabe.

Brauns (32), ein Schüler Wills, schließt sich dieser Ansicht an und schildert eingehend, wie an einigen Stellen des runden Kernbläschens eine Auflösung der Kernmembran eintritt. An diesen Stellen sieht er dann

---

1) Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb., Bd. 4. Sept. 1889.

Kern und Plasma ganz allmählich ineinander übergehen, indem die an der Oberfläche gelegenen Chromatinkörner sich aufzulösen beginnen. Dieser Auflösungsprozeß schreitet nach dem Innern des Kernes allmählich fort. Dabei gewinnt die in Auflösung begriffene Kernzone in jeder Beziehung das Aussehen des umgebenden Zellplasmas, so daß die umgemodelte Kernzone zu einem Teile des Plasmaleibes wird, und letztere auf Kosten des Kernes eine Zunahme erfährt.

Nach BRAUNS wäre also die gelappte Kernform lediglich als ein auf chemischen Umänderungen der chromatischen Substanz beruhendes Gebilde aufzufassen. Ich will dieser Ansicht nicht entgegentreten. Es ist sogar das Wahrscheinliche, daß bei denjenigen Formen, wo nur eine einzige Nährzelle auftritt, — und dieses ist bei der von ihm bearbeiteten *Forficula auricularia* L. der Fall — die Ausbuchtungen auf diesem Wege zustande kommen. Wo jedoch mehrere Nährzellen zu einem Komplex von einem Follikelepithel eingeschlossen vereinigt liegen, sind es andere Faktoren, die die gelappte Kernform bedingen und diese Bildung auf eine ganz bestimmte Weise beeinflussen. Ich konnte feststellen, daß jene in den Kern herein sich erstreckenden Plasmabuchten an ganz bestimmten Stellen auftraten, und zwar bei allen Nährzellen an den gleichen Stellen. Sie liegen stets in der Mitte der begrenzenden Flächen. Da nun die Nährzellen ungefähr von gleicher Größe sind und sich mit ihren Zellgrenzenflächen berühren, so kommt es, daß die Plasmabuchten zweier benachbarter Zellen ziemlich genau nebeneinander zu liegen kommen, und daß der Querschnitt der einen Zelle das Spiegelbild des Querschnittes der benachbarten Zelle zu sein scheint. Nach der Ansicht BRAUNS müßte an jenen Buchten ein Auflösungsprozeß stattgefunden haben, und es tritt uns die Frage entgegen, ob gerade jene Stellen günstige Auflösungsbedingungen abgeben, oder ob es andere Einflüsse sind, welche jene Ausbuchtungen bedingen. Zur Beantwortung dieser Frage muß ich auf jene Stadien zurückgreifen, auf denen die Nährzellen gleich der Eizelle noch einen runden Kern besitzen. Ursprünglich stellt der Nährzellkern ein von einer Membran umgebenes Bläschen dar. Diese Kernmembran schwindet nach BRAUNS an den Stellen, an denen die Buchtenbildung vor sich geht. Die nächstliegende Aufgabe mußte darin bestehen, nachzuforschen, auf welchen Stadien die Bildung der Buchten eingeleitet wird, und ob dabei, wie BRAUNS es findet, die Kernmembran an jenen Stellen einer Auflösung anheimfällt. Es ergab sich hierbei, daß bei meinem Objekt das Letztere nicht der Fall ist, und daß die Einbuchtungen kurz nach der Umhüllung der Eizelle und Nährzellen mit Follikelepithel auftreten (Fig. 18). Mit dem Wachstum der Nährzellen bilden sich die

Buchten immer deutlicher heraus. (Tafel VI, Fig. 6—9.) Parallel mit diesen Vorgängen geht eine Ummodelung der äußeren Form der Nährzellen vor sich, und ich glaube darin den Grund zu dem Übergang des Kernes aus seiner Kugelform in die gelappte Form gefunden zu haben. Die Umformung der Zellen wird bedingt durch die Umhüllung mit Follikelepithel und das Wachstum der Nährzellen. Kurz bevor sich die Follikelzellen zu dem Epithel anordnen, sehen wir, daß das Plasma der Nährzellen um das Kernbläschen, welches anfangs die Basis der kegelförmigen Zelle bildet, in Form einer dünnen Schicht sich herumschiebt. Das Kernbläschen der Nährzellen erscheint gewissermaßen von da an im Plasma untergetaucht (Fig. 11 *Nz.*). Stellen wir uns nun fünf solcher Kegelzellen vor, welche durch ihr Wachstum und infolge ihrer Konvergenz der Kegelspitzen nach einem Punkt hin dicht aneinander gelagert sind (Fig. 13 *B*). Sie werden mit der Eizelle von einem gemeinschaftlichen, zunächst gleichartigen Epithel umgeben. Dieses Epithel läßt in der Folge der Entwicklung jedoch ein getrenntes Verhalten erkennen. Es gibt, soweit es die Eizelle begrenzt, dem Wachstum dieser Zelle dadurch nach, daß es durch lebhafte Zellteilung das begrenzende Zellmaterial vermehrt. Ein gleiches Verhalten vermissen wir an dem Teil des Epithels, welches die Nährzellen umgibt. Die natürliche Folge ist, daß die Nährzellen infolge ihrer Größenzunahme dichter aneinander gedrängt werden und allmählich einen Druck aufeinander gegenseitig auszuüben beginnen. Ebenso wird das Follikelepithel dort, wo es mit der Nährzelle in Berührung steht, einen dem nach außen gerichteten Wachstum entgegengesetzten Gegendruck ausüben. Die Nährzellen dagegen versuchen den verfügbaren Raum auszunützen. Der Kegelmantel wird infolgedessen an jenen Stellen, wo er an die benachbarte Nährzelle anstößt, allmählich eingedrückt werden, und, da dieser Druck von mehreren benachbarten Zellen zu gleicher Zeit ausgeübt wird, entsteht aus dem Kegel eine Pyramide, deren Seitenflächenzahl sich nach der Zahl der anstoßenden Zellen richten wird. Die sphärische Basisbegrenzung bleibt dabei erhalten, da ja die Epithelumhüllung in kugliger Form stattfand. Es wird also ein wachsender Kegel umgewandelt in eine Pyramide von gleichem Inhalt. Es fragt sich nun, ob die dabei auftretenden Druckverhältnisse einen Einfluß auf das im Plasmakegel befindliche kugelige Kernbläschen ausüben können und in welcher Weise sich diese Drucke äußern würden. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß das Plasma der Nährzellen aus einer grobkörnigen Masse besteht, während der Kern mit einem hellen Saft erfüllt ist, Der Druck, der von den Nachbarzellen auf das grobkörnige Zellplasma ausgeübt wird, setzt sich auf den weniger konsistenten Kern fort, wodurch der letztere deformiert wird.

Die Art und Weise. wie dies geschieht, geht aus den schematischen Figuren 15 *A* und *B* hervor. Grau konturiert ist die ursprüngliche, schwarz konturiert die neugebildete Form dargestellt. Diejenige Stelle, an der die Nachbarzelle zuerst anstößt, gibt ungefähr den Mittelpunkt der neugebildeten Begrenzungsfläche ab und da hier der Druck am stärksten wirkt, wird an dieser Stelle das Plasma am tiefsten in den Kern hereingedrückt. So entstehen ganz regelmäßige Bilder, nämlich in der Mitte der Begrenzungsflächen eine Plasmaeinstülpung in den Kernsaft herein und in den Kantenwinkeln eine Kernsaftzunge in das Plasma.

Die Kernmembran bleibt während der ersten Deformationsvorgänge erhalten. Erst allmählich tritt eine Auflösung ein, doch nicht an jenen Plasmabuchten, sondern in dem in die Kanten der Pyramide sich erstreckenden Teile des Kernes. also an den Kernbuchten, dort wo der Kernausläufer zackenartig in das Zellplasma einzudringen beginnt. Die Verzweigung kommt dadurch zustande, daß an jenen Stellen das aufgelöste Chromatin in das Plasma übertritt, und sich dort zu einer äußerlich dem Plasma ähnlichen Nährsubstanz umbildet. Je ältere Eier der Wachstumsperiode vorliegen, umso größer und verzweigter erscheint die Zackenbildung, während die großen Plasmabuchten immer mehr anwachsen, so daß sich die gegenüberliegenden Buchten fast berühren. Dadurch entstehen die abenteuerlichsten Kernformen. Oft scheint eine Zelle mehrere Kerne zu besitzen, die untereinander durch einen dünnen Verbindungsstrang zusammenhängen, ganz ähnlich einer Gruppe von Ganglienzellen.

Zugleich mit der Vergrößerung der Nährzellen tritt jene bereits erwähnte Umwandlung der sie begrenzenden Follikelzellen zu einem plattenartigen Epithel ein. Dieses umgibt als eine dünne Membran die Nährzellen und verhindert eine weitere Ausbreitung derselben nach dem Plattenepithel hin. Nach dem Eizellenfach zu liegt die schon geschilderte trennende Scheidewand, die sich ebenfalls aus Follikelzellen zusammensetzt. Nur an der Stelle, an welcher die Nährzellen mit der Eizelle in Verbindung stehen, ist die Möglichkeit einer weiteren Ausbreitung gegeben. Sie wird von diesem Moment ab benützt, d. h. die Nährzelle beginnt zu secernieren. (Tafel VI, Fig. 8, 9.) Wir sehen, wie von diesem Stadium ab von jener Verbindungsstelle aus, die zugleich die gemeinsame Vereinigungsstelle der Nährzellen darstellt, eine »Körnchenstraße« — wie Korschelt es bezeichnet — in die Eizelle sich hineinzuziehen beginnt.

Dadurch, daß die Follikelzellen die Nährzellengruppe umgeben und das Wachstum dieser Zellen einschränken, ist ein Mechanismus geschaffen,

der von selbst in Tätigkeit tritt. Die Anordnung der einzelnen Teile dieses Mechanismus ist eine höchst zweckmäßige und in ihrer Anlage bereits auf die kommende Funktion vorbereitete. Jedem einzelnen Teil, d. h. jeder Nährzelle, ist durch ihre mit den anderen Nährzellen konvergierende Anlage die Möglichkeit gegeben, sich in demselben Maße zu entwickeln, wie die Nachbarzellen. Der vorhandene Platz wird dabei auf das günstigste ausgenützt. Die Eizelle, der dieser Nährstoff bereitende Apparat aufsitzt, nimmt die gelieferte Dottersubstanz auf. Dieses wird dadurch ermöglicht, daß das Follikelepithel, welches sie umgibt, durch Teilungen sein Zellmaterial lebhaft vermehrt und dem schnellen Wachstum der Eizelle nachgibt. Die Abgabe von Nährstoffen wird also zum Teil durch mechanische Einflüsse bedingt, indem der vom Kern gelieferte Nährstoff in die Eizelle hereingepreßt wird. Man kann das auch daraus ersehen, daß sich die Körnchenstraße oft bis über die Mitte der Eizelle in gerader Linie wie ein Strahl hinzieht und erst dann sich verbreitert und im Dotter verliert. Die Art und Weise aber, wie dieses an das Ei abgegebene Nährmaterial produziert wird, soll uns im folgenden Kapitel näher beschäftigen.

4) Die Funktion und Degeneration der Nährzelle.

Über die Funktion der Nährzellen ist bereits in mehreren Arbeiten berichtet worden. Die zuletzt über dieses Thema erschienene Arbeit ist die bereits erwähnte Abhandlung von Friedrich Brauns (32). Er gibt über die bisher gewonnenen Resultate eine Übersicht in dem Kapitel: »Die Tätigkeit der Nährzelle und ihre Bedeutung für das wachsende Ei«. Auf sie möchte ich hier verweisen, und ich will davon nur das von ihm bestätigte Ergebnis der bisher geführten Untersuchungen mit seinen Worten anführen: »Während der ganzen Zeit der sezernierenden Tätigkeit der Nährzellen ist der Kern derselben mit Tetraden erfüllt; diese lagern sich an der Oberfläche des Kernes und teilen sich hier so, daß die eine Hälfte derselben in das Plasma übertritt, während die andere im Kern zurückbleibt. Da dieser Vorgang sich andauernd wiederholt, wird das Plasma mit Kernsubstanz mehr und mehr angefüllt, welche sich nachträglich zu Nährsubstanz umwandelt. Der Kern der Nährzellen gibt also in diesem Falle kontinuierlich Chromatinsubstanz an das Plasma in Gestalt von Chromidien ab.«

Wie Brauns in dieser Arbeit betont, ist er in bezug auf die Form der Chromatinabgabe zu anderen Resultaten gekommen als Giardina und Günthert. Das Wesentliche jedoch, die physiologische Funktion, die in der Chromatinabgabe von seiten des Kernes besteht, kann er nur be-

stätigen. Ich kann mich diesen Resultaten Brauns insofern anschließen, als auch bei *Deilephila euphorbiae* die Nährzellen auf Kosten des Chromatins ihrer Kerne die Nährsubstanzproduktion bewerkstelligen. Die Art der Chromatinvermehrung und Abgabe weicht von der von Brauns beschriebenen Form ab, und wir wollen uns im Folgenden mit den Vorgängen beschäftigen, die im Kern der Nährzellen von *Deilephila euphorbiae* zur Bildung der Nährstoffe führen.

Den Zeitpunkt der Nährsubstanzabgabe von seiten der Nährzelle an die Eizelle habe ich bereits angegeben. Er stimmt nicht mit dem Beginn der Vorgänge im Kerne der Nährzelle überein. Diese setzten bereits vorher ein, wobei das aus dem aufgelösten Chromatin gelieferte Nährmaterial zunächst zum Aufbau der Pyramidenzelle verwendet wird. Erst wenn das Nährzellenfach vollkommen ausgefüllt ist, sucht sich die gelieferte Nährsubstanz einen Ausweg. Auf diesem Stadium ist das Nährzellenplasma bereits reichlich von gelöster chromatischer Substanz durchsetzt. Abgesehen von den im Kern wahrnehmbaren Vorgängen läßt sich dieses äußerlich an der Färbbarkeit des Plasmas bereits erkennen. Es nimmt bei der Färbung mit Kernfarbe letztere zum Teil an. Als günstig für diese Untersuchung wurde das Heidenhainsche Hämatoxylin als Kernfarbe und Orange-G als Plasmafarbe angewendet. Hierbei erweist es sich, daß das gelbgefärbte Plasma der Nährzellen durchsetzt ist mit teilweise aufgelösten Chromatinpartikelchen, welche je nach dem Grade der Auflösung sich schwächer oder stärker färben. Natürlicherweise sind die dem Kerne zunächstliegenden Körnchen am stärksten tingiert. Sie unterscheiden sich oft kaum von den im Kern befindlichen Chromatinteilchen. Die Vorbereitungen zu dem Prozeß der Chromatinabgabe selbst haben wir schon kennen gelernt. Sie beginnen kurz nach der Differenzierung und sie bestehen darin, daß die beiden Nucleoli der Nährzellen durch hintereinander erfolgende Teilungen in eine Anzahl dyadenähnlicher Gebilde zerlegt werden (Taf. VI, Fig. 1—3). Letztere blieben anfangs an ihrem Entstehungsort, also an der Stelle, wo die Nucleoli lagen, zusammengeschart liegen. Erst nach einiger Zeit verstreuen sie sich über den ganzen Kern hin. Im weiteren Verlauf zerlegen sich nun diese Dyaden in eine Anzahl kugelförmiger Körper, die im Kern, so wie Fig. 19 es zeigt, sich verteilen. Diese verhältnismäßig großen Chromatinkugeln zerfallen in eine Menge kleinerer Körner (Fig. 20). Von diesen tritt der eine Teil, der an der Peripherie des Kernes liegt, direkt in das Zellplasma über und wird dort langsam aufgelöst. Der im Innern des Kernes gelegene Teil der Körner zerfällt jedoch nochmals (Fig. 21). Auf diese Weise erscheint der Kern durchsetzt von feinsten Partikelchen, die im Kerngerüst suspendiert

allmählich zur Größe der kleineren Körner heranwachsen, um wiederum jene kleinsten Partikelchen zu liefern (Fig. 22, 23). Die an der Kernoberfläche gelegenen Chromatinteilchen gehen während dieses Prozesses andauernd in das Plasma über. Dadurch kommt eine ständige Chromatin-



Fig. 19.

Erster Zerfall der Nucleolen in größere Körner.



Fig. 20.

Zerfall dieser Körner in kleinere Körner.



Fig. 21.

Zerfall der Körner in kleine Partikel.

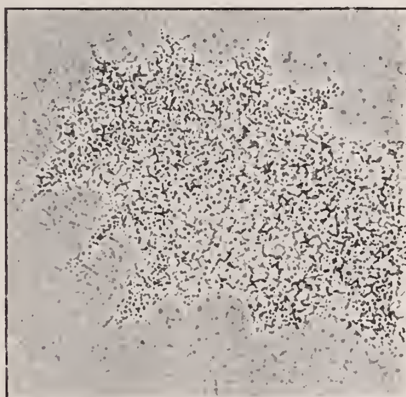


Fig. 22.

Übergang dieser Partikel ins Plasma.

vermehrung und Chromatinabgabe zustande, die bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium anhält. Die Eizelle nimmt während dieses Vorganges bedeutend an Größe zu und übertrifft sehr bald den Nährzellenkomplex. Es scheint nun, als ob hierauf das Plasma der Nährzellen nicht

mehr fähig sei, den bisher geleisteten Auflösungsprozeß des Chromatins auszuüben. Es ist gewissermaßen mit chromatischer Substanz gesättigt und die vom Kern in das Plasma übertretenden Chromatinpartikel bleiben ungelöst im Plasma liegen (Taf. VI, Fig. 9). Bald finden sich derartige Körnchen selbst in jener in die Eizelle verlaufenden Körnchenstraße vor. Zugleich mit dieser Erscheinung tritt eine Verklumpung der im Nährzellenkern noch vorhandenen Chromatinkörner auf, und es setzt damit ein Stillstand der Chromatinabgabe an das Plasma ein (Fig. 24). Dieser Moment in der Entwicklung bedeutet für die Nährzellen den Beginn ihrer Degeneration. Diese geht von jetzt ab mit außerordentlicher Schnelligkeit vor sich. Zunächst schwindet die Körnchenstraße in der Eizelle. Sie wird zu dotterhaltigem Eiplasma umgewandelt, und das Umgekehrte des vorhergehenden Prozesses tritt ein, indem von der Eizelle aus ein Teil des Dotters in die Nährzellen einwandert (Taf. VII, Fig. 10). Weiterhin beginnen sich an den Zellgrenzen der Nährzellen kleine Bläschen zu bilden, und die Zellgrenzen selbst verschwinden langsam. Die Plasmamasse der einzelnen Nährzellen zerfällt von außen nach innen zu allmählich in einzelne größere Stücke, die immer mehr ein dotterartiges Aussehen annehmen. Diese wieder bilden eine Menge kleiner Dotterkügelchen, so daß die einzelnen Nährzellen bald nur noch nach der Lage ihres Kernes erkennbar sind (Fig. 18). Der Kern hat während dieser Vorgänge ebenfalls sein Aussehen vollkommen geändert. Wir sahen, wie sich die einzelnen Chromatinkörner zu einzelnen Klümpchen zusammenballten. Diese rücken von der Peripherie ab und sammeln sich in der Mitte des Kernes (Fig. 18, 25, 26). Auf diese Weise tritt zwischen das Plasma der Zelle und die chromatische Substanz des Kernes eine helle Zone aus Kernsaft. Nur vereinzelte Chromatin-Partikelchen bleiben in dieser Zone zurück und lösen sich in ihr allmählich auf. Sie erscheinen dann im Kernsaft als gelbliche dotterähnliche Klumpen, die zerfallen und dadurch den Kernsaft granuliert erscheinen lassen. Die übrige Chromatinmasse hat sich inzwischen in der Mitte des Kernes vereinigt. Sie liegt der verzweigten Form der Kernes entsprechend als ein mit kleinen Auswüchsen versehener Klumpen in dem Kernsaft (Fig. 18, 16). Diese kleinen Auswüchse schwinden ebenfalls, und die anfangs zusammenhängende Masse zerfällt in einzelne ovale Klumpen von verschiedenster Größe. (Fig. 16 und Tafel VII, Fig. 11.) Die ovalen Gebilde formen sich zu Kugeln um, und als solche fallen sie der Auflösung anheim; teils werden sie bereits im Nährzellenfach, teils erst in der Eizelle aufgelöst. Es bildet sich um diese Kugeln ein dunkler Hof, der aus derselben dotterähnlichen Masse besteht, welche die vorher schon erwähnten kleinen Chromatin-

partikelchen bei ihrer Auflösung lieferten. Zugleich mit dieser Hofbildung treten in den Chromatinkugeln blasige Strukturen auf, die ganz den Eindruck einer Quellung hervorrufen, ein Zeichen, daß mit diesem Prozeß

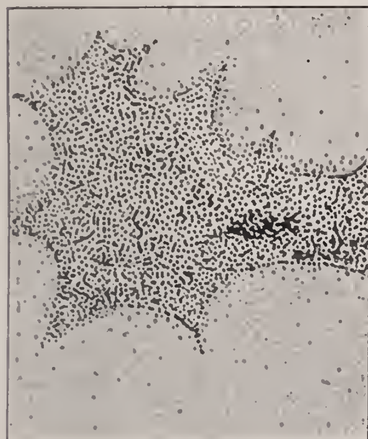


Fig. 23.
Heranwachsen dieser Partikel mit beginn. Verklumpung.



Fig. 24.
Zunehmende Verklumpung der Chromatinkörner.



Fig. 25.
Vollständige Verklumpung der Chromatinkörner.

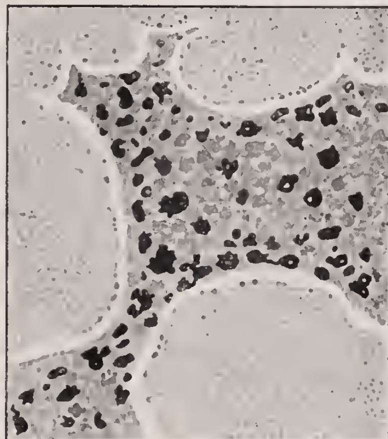


Fig. 26.
Teilweise Lösung und beginn. Lösung des Chromatins.

eine direkte Auflösung des Chromatins eintritt. (Tafel VII. Fig. 14.) In diesem Zustand gelangen die Kugeln in das Plasma der Eizelle. (Tafel VII, Fig. 12, 13.) Sie werden immer heller und blasiger, bis sie schließlich zu

Nährsubstanz umgewandelt im Dotter der Eizelle verschwinden. Mit dem Chromatin geht zugleich auch der größte Teil des zu Dotter umgewandelten Plasmas der Nährzellen in die Eizelle über. Nur ein ganz geringer Teil des Nährzellplasmas geht später beim Platzen des Follikels als Corpus lutenm mit zugrunde. Wir finden am Schlusse des Auflösungsprozesses die einzelnen aus den Nährzellen stammenden Substanzmassen zunächst noch kenntlich in der Eizelle vor.

Es fragt sich nun, auf welche Weise der Inhalt des Nährzellenfaches in das Eizellenfach gelangt. Verfolgt man diesen Vorgang auf den Schnittserien mehrerer hintereinander folgender Eifächer dieser Stadien, so gewinnt man den Eindruck, als ob der Inhalt des Nährzellenfaches durch die dabei gewaltsam erweiterte Öffnung der quergespannten Follikelzellwand hineingepreßt würde. Meiner Ansicht nach steht dieser Vorgang in Verbindung mit der Sekretion des Follikelepithels, welches die Eizelle umgibt. Dieses fängt mit beginnender Degeneration an zu sezernieren und es bildet sich vor ihnen eine Schicht von feinsten sezernierten Kügelchen. Letztere liegen demnach an der Peripherie des Dotters der Eizelle und dringen von da aus durch die gelockerten Zellen der quergespannten Follikelwand. Sie umgeben auf diesem Wege schließlich auch das Nährzellenfach, und die nachdringende, weiterhin von den Follikelzellen gelieferte Substanz, drückt den Inhalt des Nährzellenfaches in das Eizellenfach. Dadurch erfährt das Volumen der Eizelle eine enorme plötzlich auftretende Zunahme. Die die Eizelle umkleidenden Follikelzellen vermögen diesen Anforderungen nicht zu entsprechen. Ihr Verband lockert sich zusehends (Tafel VII, Fig. 11), während dieses Vorganges, und schließlich wird die Hülle aus Follikelepithel gesprengt. Damit verläßt das Ei die Eiröhre und tritt in den leitenden Apparat, den Eiröhrenstiel ein. Fast momentan bildet sich während dieses Austritts aus dem Follikelepithel und dem Übertritt in den Eiröhrenstiel ein Chorion um das Ei. Die vorher noch einzeln kenntlichen dotterähnlichen Substanzmassen bilden sich zu einer homogenen Dottermasse um, die das Ei bis zur Befruchtung beibehält. Wie bereits erwähnt wurde, findet der Auflösungsprozeß der Nährzellen kurz vor dem Eintritt des Eies in den Eiröhrenstiel statt und geht außerordentlich schnell vor sich. Wir finden ungefähr auf dem achten Eifach, welches vor dem Eiröhrenstiel liegt, die Nährzelle noch in Funktion; auf dem sechsten Eifach ist sie bereits im Beginn der Auflösung, die von da rapide fortschreitet und mit dem Eintritt in den Eiröhrenstiel beendet ist.

Ich will am Schluß dieser Betrachtungen über Funktion und Degeneration der Nährzelle die Beobachtungen Brauns an *Forficula auricu-*

laria L. anführen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den von mir eben geschilderten Vorgängen aufweisen. Brauns konnte zunächst eine Chromatinvermehrung durch Dyaden-, Tetraden- und Polyadenbildung mit einer von diesen Bildungen ausgehenden Chromatinabgabe an das Nährzellenplasma feststellen.

An Stelle dieser Art der Chromatinvermehrung tritt bei *Deilephila euphorbiae* ein Zerfall der Chromatinkörner auf mit darauf folgendem Anwachsen der Zerfallprodukte. Zugleich mit diesen Vorgängen findet an der Peripherie des Kernes eine Chromatinabgabe statt. Eine Dyaden- oder Tetradenform der einzelnen Partikel konnte ich dabei nicht beobachten. Im Nährzellkern von *Forficula* findet sich darauf eine Verklumpung der Polyaden mit folgender teilweiser Zersetzung der Chromatinfiguren, wobei es sich nicht um eine Abgabe geformter Massen, sondern um eine teilweise Lösung des Chromatins handelt. Entsprechend diesen Vorgängen finden wir bei *Deilephila euphorbiae* ebenfalls eine Verklumpung des Chromatins mit folgender Auflösung. Letztere ist bei *Deilephila euphorbiae* jedoch eine vollständige und die Sekretion der Nährzelle ist hier mit dem Beginn dieser Verklumpung für immer beendet.

Bei *Forficula* bleibt als ein Rest jeder nur teilweise gelösten Chromatinfigur ein einheitlicher, meist rundlicher oder ovaler Körper von blasser Farbe zurück. Nach kurzem Ruhestadium beginnen die Nährzellenkerne ihre sezernierende Tätigkeit von neuem. Die Chromatinabgabe findet aber von jetzt ab in Form von Körnern statt, die sich von den großen hellen Ballen ablösen, oder es zerfällt ein ganzer solcher Ballen in einen Haufen kleinster Chromatinkörnchen. Diese am Schluß von Brauns beobachtete Chromatinabgabe weist eine auffallende Ähnlichkeit mit der Art der Chromatinvermehrung und Abgabe bei *Deilephila euphorbiae* auf, welche ja ebenfalls in Körnerbildung und einem Zerfall derselben in kleinste Partikel bestand.

Die physiologische Funktion der Nährzellen ist jedoch bei *Forficula auricularia* und bei *Deilephila euphorbiae* die gleiche. In beiden Fällen handelt es sich um eine Abgabe von Chromatin, also um Vorgänge, welche sich am Kerne der Zellen abspielen.

Wenn wir diese ganze Periode, auf denen wir die Nährzellen vorfinden, überschauen, so sehen wir, daß die Wachstumsperiode einen fortlaufenden Dotterbildungsprozeß darstellt. Der Dotter, welcher dabei gebildet wird, kommt lediglich der Eizelle zugute, und diese erreicht dadurch eine enorme Größe, ohne daß sich der Eikern an diesem Wachstum betätigt.

5) Die Eizelle.

Die Eizelle wurde zum ersten Male als solche dadurch kenntlich, daß ihre Nucleolen zunächst nicht in jene Teilung eintraten, wie die zugehörigen Nährzellen es bereits erkennen ließen. Ein weiteres Merkmal bestand darin, daß sich die im Kerne dieser Zelle befindlichen Fäden nicht in dem Maße kontrahierten, wie es entsprechend in den zugehörigen Nährzellen der Fall war. Die Fäden blieben vielmehr als verdickte Schleifen im Kern erhalten und gelangten erst später zur Auflösung. Die Art und Weise der Auflösung war ebenfalls eine andere als die der entsprechenden Gebilde in den Nährzellkernen. Die chromatischen Vorgänge, die sich weiterhin noch an dem Eizellkern abspielen, sind recht unbedeutender Natur. Die beiden Nucleoli zerfallen erst viel später, als dies in den zugehörigen Nährzellen zu beobachten ist, in mehrere Teilstücke. Als solche bleiben sie jedoch im Kern gesammelt liegen und verschmelzen miteinander zu einer Kette, die sich zu einem Knäuel verwickelt. (Tafel VI, Fig. 3.) Im späteren Verlaufe trennt sich der Knäuel in einzelne Nucleoli, von denen weitere zwei durch ihre besondere Größe sich von den anderen auszeichnen. In den jüngeren Eizellkernen gelangten öfters große Nebenkeimflecke zur Beobachtung. Eine Abgabe von trophochromatischen Substanzen von seiten des Eizellkernes direkt an das Eizellplasma in Form von peripheren Zonen, wie Brauns (32) es beobachtet, oder in Form von trophochromatischen Karyomeriten, wie Buchner (33) es bei der Bildung des Insekteneies beschreibt, konnte ich nicht wahrnehmen. Der Kern der Eizelle bleibt an Größe und Chromatingehalt ungeändert während der ganzen Wachstumsperiode erhalten. Wie es schon oft beobachtet wurde, verläßt mit Beginn der Sekretion der Nährzellen das Keimbläschen seinen ursprünglichen in der Mitte der Eizelle gelegenen Platz. Es findet sich in dem Winkel, der von dem Epithel der Eizelle und von der Scheidewand gebildet wird, vor. (Tafel VI, Fig. 4—6.) Hierher gelangt es auf mechanischem Wege, indem es von den in die Eizelle sezernierten Nährsubstanzmassen beiseite gedrängt wird. Was das Wachstum des Plasmakörpers und die äußere Form der Eizelle anbetrifft, so haben wir bereits im Vorhergehenden einiges darüber erfahren. Ursprünglich war die Form der Eizelle kegelförmig, an Größe und Gestalt ganz entsprechend der Nährzelle. (Tafel VI, Fig. 1.) Mit beginnender Differenzierung jedoch ging diese Form verloren, indem sich um die Eizelle ein bläschenförmiger Hof bildete, in welchem sich das Plasma der Eizelle auszubreiten begann. Damit gewann die Eizelle an Größe und übertraf die Nährzellen, trotzdem diese ebenfalls wuchsen. Die Form der Eizelle wurde dadurch für kurze Zeit eine fast

kugelige. Durch die Umhüllung von Ei- und Nährzellkomplex zum Eifach durch die Follikelzellen wurde die kugelige Form der Eizelle in eine halbkugelförmige umgewandelt, da die wachsende Nährzellgruppe sich der Eizelle kappenartig aufsetzte. (Tafel VI, Fig. 4.) Die Größenzunahme des Nährzellenfachs übersteigt von diesem Zeitpunkt an die des Eies, welches weit an Größe hinter der Nährzellengruppe zurückbleibt. Mit der beginnenden Sekretion der Nährzellen nimmt darauf das Volumen der Eizelle wieder rapide zu. Dies geht solange vor sich, bis die Nährzellgruppe ungefähr nur noch ein Drittel des gesamten Eifachvolumens beträgt. Darauf beginnt die Auflösung der Nährzellen mit folgendem Übertritt des Eies in den Leitungsapparat. Während dieses letzten kurzen Entwicklungsabschnittes nimmt die Eizelle ganz plötzlich um das 3- bis 4-fache ihres Volumens zu. Diese Zunahme läßt sich nur damit erklären, daß von außen her gelöste Stoffe und Wasser in die Eizelle eindringen. Die Möglichkeit ist in dem gelockerten Follikelepithel der Eizelle gegeben. Das zu Kugeln geballte Nährzellenchromatin löst sich während dieses Vorganges vollkommen auf und geht in Dottersubstanz über. Die Eizelle erlangt dadurch, daß die Nährzellen sich auflösen und in die Eizelle übergehen, ein ungefähr ovales Aussehen. Darauf platzt der Follikel. Er bleibt mit einem geringen Rest der Nährzellen zurück, und das mit einem dünnen Chorion umgebene Ei nimmt von da an eine mehr rundliche Gestalt an. Von diesem Moment ab behält das Ei diese Größe und Form. Am Kern lassen sich bis zur Befruchtung keine weiteren Veränderungen wahrnehmen. Die Eibildung ist somit auf diesem Stadium beendet.

Am Schlusse dieser Darstellungen will ich noch erwähnen, daß ich in zwei Fällen auf Doppelbildungen von Eiern gestoßen bin. In dem einen Falle waren zwei Eizellen mit nur einer Nährzellengruppe in ein gemeinsames Follikelepithel eingeschlossen. In diesem Falle lagen die Nährzellgruppe keilartig zwischen die beiden Eizellen eingeschoben. In dem anderen Falle fehlten die Nährzellen überhaupt. Beide Eizellen waren nur von einem cylindrischen Follikelepithel umgeben und standen durch ihr Plasma in Verbindung.

Zusammenfassung.

1) Die äußere Hülle des Eierstockes von *Deilephila euphorbiae* bleibt auch im Imaginalstadium erhalten. In ihr finden wir die vier Endkammern vereinigt. Infolge dieser Einrichtung fehlen die gewöhnlich bei den Lepidopteren zur Befestigung der Eiröhren dienenden Endfäden.

2) Die innere Hülle entsteht während der ersten Raupenperiode, teilt die Eiröhrenstielanlage in vier Fächer und liefert die Peritonealhülle der Eiröhren.

3) Unter den Zellen der Eiröhrenstielanlage tritt eine vollkommene Trennung in zwei Zellarten ein. Der eine Teil der Zellen liefert den Eiröhrenstiel, der andere Teil die Follikelzellen.

4) Die Follikelzellen finden auf eine vierfache Art Verwendung:

a) als Dotterzellen in der Differenzierungszone,

b) als Follikelepithel der Eifächer,

c) als Bildner der Verbindungsstiele,

d) als Nahrung für die Eifächer in der Wachstumsperiode.

5) Aus den Keimzellen gehen die Apicalzelle, die Eizellen und die Nährzellen hervor.

Die Apicalzelle besitzt zunächst die Form einer Keimzelle. Diese Gestalt verliert sie dadurch, daß das wachsende Keimmaterial sie dicht an die Hüllmembran herandrängt. Ihr Plasma gleitet infolgedessen an der Hüllmembran entlang, wodurch eine sichelförmige Gestalt zustande kommt. In der Imago fällt die Apicalzelle der Degeneration anheim.

6) Die Oogonienteilungen finden während der ersten vier Raupenperioden statt und liefern die Oocyten, die auf der fünften Raupenperiode im Ruhestadium verharren. Erst in der Puppe beginnen die Oocytenteilungen. Hierbei wird das Chromatin in gleicher Weise verteilt, ein Verhalten, welches mit der von Brauns an *Forficula auricularia* angestellten Beobachtung übereinstimmt, im Gegensatz jedoch zu den von Günthert und Giardina an den Dytisciden vorgefundenen Verhältnissen steht.

7) Sogleich nach der Oocytenteilung treten alle Keimzellen in das Synapsisstadium ein. Erst nach diesem Stadium tritt der verschiedene Charakter der Keimzellen zutage. Er äußert sich darin, daß die Nucleolen der Nährzellen durch fortwährende Teilungen neues Chromatin liefern, das zu Nährsubstanz gelöst in das Plasma der Eizelle übergeht. Die Nucleolen des Eizellkernes bleiben von da an unverbraucht erhalten. Nur während des Synapsisstadiums findet eine Abscheidung von Trophochromatin statt. Im Gegensatz zu dieser Entwicklung sind bei *Forficula auricularia* Ei- und Nährzellen bereits nach der Oocytenteilung vollkommen ihrem Charakter nach geschieden, indem hier nur die Nährzellen das Synapsisstadium durchlaufen.

8) Die Art der Entstehung der Nährzellen von *Deilephila euphorbiae* stellt eine Kombination der von Günthert und Brauns beobachteten Nährzellenbildungen bei den Insekten dar, indem bei *Deilephila euphorbiae*

vier Nährzellen als Tochterelemente der Oogonien und eine Nährzelle als Schwesterzelle der Oocyte entsteht.

9) Die Form der Eizellen und Nährzellen ist anfangs ein Kegel, wird jedoch im Laufe der Wachstumsperiode geändert. Aus der kegelförmigen Eizelle wird eine Kugel und aus dem Kegel der Nährzelle wird ein pyramidenähnliches Gebilde.

10) Die sezernierende Funktion der Nährzelle beruht darauf, daß die Nucleolen des Nährzellkernes durch multiplen Zerfall in kleinere Partikelchen zerlegt werden, von denen der an der Peripherie des Kernes gelegene Teil in das Plasma übergeht, wo er zu einer plasmaähnlichen Substanz verwandelt wird und von da in die Eizelle gelangt. Dieser Prozeß geht eine Zeitlang vonstatten. Die Degeneration der Nährzellen wird eingeleitet durch eine Verklumpung des Chromatins. Sie endet mit einer vollkommenen Auflösung des Plasmas und Chromatins in der Eizelle zu Dotter für das wachsende Ei.

Die Arbeit wurde unter der Leitung meines vor kurzem so plötzlich verstorbenen, von mir hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. C. Chun im Laboratorium des Zoolog. Institutes der Universität Leipzig ausgeführt.

Es sei mir gestattet, für die mir stets zuteil gewordene liebenswürdige Unterstützung und für das mir in reichem Maße bewiesene Wohlwollen an dieser Stelle des Verstorbenen dankend zu gedenken.

Auch den Herren Prof. Dr. Woltereck und Dr. Steche bin ich für das der Arbeit entgegengebrachte Interesse zu herzlichem Dank verpflichtet.

Literatur.

1) 1864. Claus, C., Beobachtungen über die Bildung der Insekteneier. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 14.

2) 1867. Bessels, Studien über die Entstehung der Sexualdrüsen bei Lepidopteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 17.

3) 1885. Brandt, A., Die Ernährung und das Wachstum des Dotters im Insektenei. Zool. Anz. Jhrg. 8.

4) 1885. Korschelt, E., Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. Zool. Anz. 79, 8.

5) 1886. Korschelt, E., Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 43.

6) 1886. Will, L., Oogenetische Studien (Colymbetes). Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 43.

7) 1887. Korschelt, E., Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 45.

8) 1888. Leydig, F., Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustand. Zool. Jahrbuch. Bd. 3. Anat.

9) 1892. Korschelt, E. und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Jena.
10) 1892. Heymons, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 53.
11) 1892. Häcker, V., Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikrosk. Anat. 5. Bd.
12) 1895. Häcker, V., Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikrosk. Anat. 45. Bd.
13) 1896. Driesch, H., Beobachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd.
14) 1897. v. la Valette St. George, Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikrosk. Anat. 50.
15) 1898. Woltereck, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 64.
16) 1900. Paulcke, W., Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrbch. Abt. Anat. Bd. 14.
17) 1901. Gross, J., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 69.
18) 1901. Giardina, A., Origine dell'oocyte e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. 18.
19) 1902. Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. I. Heft. Jena.
20) 1902. Tönniges, C., Beiträge zur Spermatogenese und Ovogenese der Myriapoden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.
21) 1902. Bergmann, W., Eibildung bei den Anneliden und Cephalopoden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 73.
22) 1903. Gross, J., Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jhrbch. Anat. Abt. Bd. 18.
23) 1903. Grünberg, K., Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien von Lepidopteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 74.
24) 1904. Boveri Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.
25) 1904. Mollison, Th., Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels im Ovarium von Melolontha vulgaris. Ztschr. f. wiss. Zool. 77.
26) 1907. Marshall, Wm. S., Contributions towards the Embryology and Anatomy of Polistes pallipes. II. The early history of the cellular elements of the Ovary. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 86.
27) 1908. Moroff, Th., Oogenetische Studien. Archiv f. Zellforschung. Bd. 2.
28) 1909. Buchner, P., Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Oogenese. (Oogenese von Gryllus.) Arch. f. Zellforschung. Bd. 3.
29) 1909. Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Erster Beitrag. Jena.
30) 1909. Debaisieux, P., Les débuts de l'ovogénèse dans le Dytiscus marginalis. La Cellule. T. 25.
31) 1910. Günthert, Th., Die Eibildung der Dytisciden. Zool.Jahrbch. Abt. f. Anat. Bd. 30.
32) 1912. Brauns, Fr., Die Entstehung der Nährzelle und Bedeutung derselben für das wachsende Ei bei Forficula auricularia L. Sitzungsber. u. Abhandlung der naturforsch. Gesellschaft zu Rostock. Bd. 4. Neue Folge.

33) 1913. Buchner, P., Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre. Biol. Zentralbl. Bd. 33. Nr. 9.

34) 1913. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. III. Bd. Jena. Verl. von G. Fischer.

35) Röpke, W., Anatomische Untersuchungen an Standfußschen Lepidopteren-bastarden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 44.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

a.Chr. = in Auflösung begriffenes Chromatin.
A.d.Est. = Anlage des Eiröhrenstieles.
a.H. = äußere Hülle.
A.Kl.Chrp. = Auflösung kleiner Chromatinpartikel.
A.Nzpl. = in Auflösung zu Dotter begriffenes Nährzellenplasma.
A.OOg. = in Auflösung begriffene Oogonien.
Apz. = Apicalzelle.
B.c. = Bursa copulatrix.
B.d.S. = Beginn des Synapsisstadiums.
B.d.Vbst. = Bildung der Verbindungsstelle.
Chr. = Chromatin.
c.Fzep. = Cylindrisches Follikelepithel.
Dz. = Dotterzelle.
DK. = Dotterkügelchen.
Drs. = Drüsenschlauch des Receptaculum seminis.
e.Fzep. = einschichtiges gleichartiges Follikelepithel.
EK. = Endkammer.
Ep. = Epithelzellen.
Er. = Eiröhre.
Est. = Eiröhrenstiel.
EstK. = Eiröhrenkelch.
Ez. = Eizelle.
Ezf. = Eizellenfach.
Fz. = Follikelzellen.
Fzep. = Follikelzellenepithel.
FzR. = Follikelzellenrest.
FzS. = Follikelzellensecret.
Hm. = Hüllmembran.
i.H. = innere Hülle.
i. Z. = indifferentes Zellmaterial.
Kbl. = Keimbläschen.
Kdr. = Kittdrüsen.
k.K. = kleinere Kerne.
Ks. = Kernsaft.
Kstr. = Körnchenstraße.
Kz. = Keimzellen.
L. = Lumen.
m.Fzep. = membranös umgewandeltes Follikelepithel.
Nz. = Nährzelle.
Nzf. = Nährzellenfach.
NzK. = Nährzellenkern.
Nzpl. = Nährzellenplasma.
Ob. = Ostium bursae.
Od. = paariger Ovidukt.
Odc. = unpaarer Ovidukt.
Oog. = Oogonie.
Plf. = Plasmafortsatz der Apicalzelle.
Qu.a.Fz. = Querwand aus Follikelzellen.
Rs. = Receptaculum seminis.
S. = Synapsisstadium.
V. = Vagina.
Vs. = Vestibulum.
Vbst. = Verbindungsstiel.

Figurenerklärung

(auch für Tafeln VI und VII).

Die schematischen Figuren wurden ihren Größenverhältnissen entsprechend dargestellt. Alle histologischen Figuren wurden unter Benutzung eines Zeichenapparates dargestellt.

Das Embryonalstadium und die fünf Raupenperioden.

Textfig. 1. Sagittalschnitt durch die Keimzellenanlage eines 2 Tage vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 510. — Unter den Keimzellen liegen kleinere, ihres Ursprungs unbekannt gebliebene Kerne (*K.K.*).

Textfig. 2. Sagittalschnitt durch die Keimdrüse eines kurz vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 510. Um die Keimzellenanlage hat sich eine äußere Hülle (*a.H.*) gebildet. Die Apicalzellen lassen sich noch nicht auffinden.

Textfig. 3. Sagittalschnitt durch die Keimdrüse eines Räupchens vor erster Häutung. Vergr. 510. Zur äußeren Hülle hat sich aus jenen kleineren Kernen (*k.K.*) eine innere Hülle (*i.H.*) gebildet. Erstes Auftreten der Apicalzelle in der Form einer großen Keimzelle. An der konkaven Seite der nierenförmigen Keimdrüse liegt die Anlage des Eiröhrenstiels. (*A.d.Est.*)

Textfig. 4. Sagittalschnitt durch das Ovar eines Räupchens vor zweiter Häutung. Vergr. 330. Die Apicalzelle ist durch die Streckung der Keimfächer etwas länger geworden. Die innere Hülle (*i.H.*) ist in den oberen Teil der Eiröhrenstielanlage eingedrungen.

Textfig. 5 stellt ein Keimfach von Fig. 4 vergrößert dar. Vergr. 700. Die kegelförmige Apicalzelle steht durch ihr Plasma in Verbindung mit den nächstliegenden Oogonien.

Textfig. 6. Längsschnitt durch den oberen Teil eines Keimfaches der vierten Raupenperiode. Vergr. 700. Die innere Hülle (*i.H.*) zeigt in ihrer Färbung und Chromatinanordnung einen keimzellenähnlichen Charakter. Die Kerne der Keimzellen selbst befinden sich auf einem Ruhestadium. Außer den beiden Nucleolen findet sich öfter ein großer Nebenkeimfleck. Die Apicalzelle zeigt deutlich noch einen Plasmafortsatz (*Plf.*), ein Rückbleibsel des ehemals in das Innere des Keimfaches reichenden Plasmaleibes der Apicalzelle. Unter den Keimzellen ist eine in Auflösung begriffene Keimzelle (*a.Oog.*) dargestellt.

Textfig. 7. Längsschnitt durch den Eierstock eines Räupchens der 5. Raupenperiode schematisch dargestellt. Die wirkliche Größe desselben beträgt etwa 2 mm. Eikammern (*E.K.*), Eiröhrenstiele (*Est.*), Eiröhrenkelch (*Est.K.*) und ein kurzes Stück des Oviductes (*Od.*) wird noch von der äußeren Hülle (*a.H.*) umschlossen. Die Trennung der Zellen der Anlage des Eiröhrenstieles in 2 verschiedene Zellarten, in Follikelzellen (*Fz.*) und in Eiröhrenstielzellen (*Est.*) ist entsprechend den Entwicklungsstadien in einer jüngeren Puppe eingezeichnet. Sie ist im 5. Raupenstadium also noch nicht soweit fortgeschritten, als es hier dargestellt ist.

Das Puppenstadium.

Textfig. 8 stellt den Eierstock einer Puppe, welche kurz vor dem Schlüpfen steht, dar. Die Endkammern und ein kleiner Teil der Eiröhren werden von der gemeinsamen äußeren Hülle (*a.H.*) umgeben. Die innere Hülle hat das Peritonalepithel der Eiröhren

(*Er.*) gebildet. Diese selbst sind erfüllt mit den kugeligen Eifächern, welche bis zu der Anschwellung, dem Beginn der Eiröhrenstiele, die Eiröhren ausfüllen.

Textfig. 9. Die Trennung des Zellmaterials der Eiröhrenstiele in Follikelzellen und Zellen des Eiröhrenstieles. (Vgl. Fig. 6.) Der obere Teil der Eiröhrenstielanlage wird zu Follikelzellen (*Fz.*) während der untere Teil sich zu einem Epithel (*Ep.*) umwandelt. An der Berührungsstelle beider Zellarten entsteht eine Einschnürung (*En.*), welche fortschreitet und zur vollständigen Trennung beider Zellarten führt (Fig. C). Durch die Abschnürung und das Wachstum entsteht eine Anschwellung, in der sich später ein Lumen (*L.*) bildet, das sich fortsetzt bis in den Eiröhrenkelch.

Textfig. 10. Ineinandergeschobene Eifächer. Die zuerst in den Leitungsapparat eindringenden Eifächer müssen die Zellwand durchbrechen, welche den Leitungsapparat bzw. den Eiröhrenstiel von der Eiröhre trennt (vgl. Fig. 9 D), bevor dieser Widerstand überwunden wird, werden die vordringenden Eifächer zusammengeschoben.

Textfig. 11. Die Endkammer einer Eiröhre eines Puppeneierstockes. Vergr. 700.

Taf. VI. Fig. 1 u. 2. Jede Endkammer hat im Laufe der Entwicklung eine Hüllmembran (*Hm.*) ausgeschieden, an welcher die Apicalzelle (*Apz.*) anliegt. Der oberste Teil der Endkammer ist mit einem gleichartigen indifferenten Zellmaterial erfüllt (*i. Z.*). Darauf folgt die Synapsiszone (*S.*), welche übergeht in die Differenzierungszone. In der Differenzierungszone tritt der getrennte Zellcharakter dieses Zellmaterials zutage. Die Eizelle (*Ez.*) behält ein dem Synapsisstadium zunächst ähnliches Aussehen bei und umgibt sich allmählich mit einem Hof. In den Kernen der Nährzellen (*Nz.*) tritt ein Zerfall des Chromatins ein. Die Endkammer ist ausgekleidet mit Follikelzellen (*Fz.*), aus denen die Dotterzellen hervorgehen.

Taf. VI, Fig. 3. Übergang der Differenzierungszone in die Wachstumszone. Die Differenzierung ist beinahe vollendet. Die wachsenden Keimzellengruppen sind in den Zellpfropf aus Follikelzellen eingedrungen, welch letztere nun gewissermaßen die Keimzellengruppen umspülen. Die Kegelform der Eizellen und Nährzellen ist deutlich wahrnehmbar. Die Dotterzellen (*Dz.*) finden sich hier nur in unmittelbarer Nähe der Eizellen. Sie liefern die im Hofe der Eizelle gelegenen Dotterkügelchen (*DK.*).

Textfig. 11. Wachsendes Keimfach der Endkammer. Vergr. 700. Diese Darstellung soll das enorme Wachstum dieser Stadien zeigen. Die gezeichnete Gruppe ist um 3 Fächer älter als die letzte, auf Fig. 3 abgebildete. Durch das Wachstum wird der seitlich von der Keimzellengruppe gelegene Teil der Follikelzellen nach oben (Fz_1) und nach unten (Fz_2) verdrängt. Infolgedessen kommt zwischen die einzelnen Eifächer eine größere Anzahl Follikelzellen zu liegen.

Textfig. 12. Die Umwandlung der Follikelzellen zu Dotterzellen. Die Buchstaben a—f stellen die Entwicklungsgrade vom Anfang bis zum Ende des Dotterbildungsprozesses dar.

Textfig. 13. Fig. A. Die Entwicklungsverhältnisse der Eizelle zu den Nährzellen bei *Dytiscus* (nach Günther). — Fig. B. Die Entwicklungsverhältnisse der Eizelle zu den Nährzellen bei *Deilephila euphorbiae*. Beide Darstellungen sollen die Gleichheit der vorliegenden Entwicklungsweise demonstrieren.

Das Imaginalstadium.

Textfig. 14. Der weibliche Geschlechtsapparat von *Deilephila euphorbiae*. Vergr. etwa 12mal dorsal gesehen. Rechter Eierstock, wie er sich beim Öffnen der Imago darbietet, linker herauspräpariert. *Bc.* = Bursa copulatrix, *Drs.* = Drüsenschlauch des Receptaculum seminis, *Estk.* = Eiröhrenkelch, *Er.* = Eiröhre, *Est.* = Eiröhrenstiel,

Kdr. = Kittdrüsen, *Ob.* = Ostium bursae, *Od.* = paarige Ovidukte, *Odc.* = unpaarer Ovidukt, *Rs.* = Receptaculum seminis, *v.* = Vagina, *Vt.* = Vestibulum.

Textfig. 15. Die Umwandlung der kegelförmigen Nährzelle in eine Pyramidenzelle (schem.). A. In grauem Ton ist die ursprüngliche Kegelzelle mit dem in ihr enthaltenen kugeligen Kernbläschen dargestellt. Schwarz konturiert ist die neugebildete Pyramidenzelle und das deformierte Kernbläschen. In der Höhe der Basis ist ein Schnitt durch beide Zellen gelegt (*A B C*). B. *A′ B′ C′* stellt den Querschnitt *A B C* durch Fig. A in der Projektion dar. Der äußere und innere Kreis schließen grau gehalten einen Querschnitt durch den Plasmamantel der Kegelzelle ein. Der innere Kreis stellt den quergeschnittenen kugligen Kern der Nährzelle dar. Die Pfeile deuten die Druckrichtung an. An der Stelle des größten Druckes entsteht eine Plasmabucht iu den Kern, an der Stelle des verminderten Druckes eine Kernbucht in das Plasma.

Taf. VI, Fig. 4—9. Stellen die Wachstums- und Funktionsperiode der Nährzellen dar.

Taf. VII, Fig. 10—14 umfassen die Degenerationsstadien der Nährzelle. Diese beiden Entwicklungsabschnitte stellen die Wachstumsperiode der Eizelle dar und sind in der Eiröhre enthalten. Vom Schlusse dieser Vorgänge an finden bis zur Befruchtung keine Entwicklungsvorgänge mehr statt.

Taf. VI, Fig. 4—6. Wachstumsperiode der Nährzellen.

Taf. VI, Fig. 4. Jüngere Eifächer. Vergr. 510. Eizelle und Nährzellen umgibt ein noch ungefähr gleichartiges einschichtiges Epithel (*e.Fep.*). Das Keimbläschen liegt ungefähr in der Mitte der Eizelle. Die Deformation der Nährzellenkerne beginnt mit der Umwandlung der erst kegelförmigen Nährzellen zu pyramidenähnlichen Zellen. Zwischen Eizellenfach (*Ezf.*) und Nährzellenfach (*Nzf.*) liegen in losem Verbande einige Follikelzellen (*Fep.*) eingeschlossen. *FzR.* stellt den Rest der Follikelzellen dar, welcher nicht zur Umkleidung der Keimzellengruppen Verwendung fand.

Taf. VI, Fig. 5. Ältere Eifächer der Wachstumsperiode der Nährzellen. Vergr. 110. Aus den losen Follikelzellen zwischen Eizellen- und Nährzellenfach hat sich eine Querwand aus Follikelzellen gebildet (*Qu.a.Fz.*). Die Eifächer selbst haben ungefähr um das vierfache des Volumens zugenommen (vgl. Vergr. 510 der Fig. 18). Das die Nährzellen umkleidende Follikelepithel nimmt einen plattenähnlichen Charakter an.

Taf. VI, Fig. 6. Bildung der Verbindungsstiele. Vergr. 110. Durch Ausstülpung des Plasmas der Eizelle nach dem vorangehenden Eifach zu in die zwischen den einzelnen Eifächern liegenden Follikelzellen kommt es zur Bildung von Verbindungsstielen (*B.d.Vbst.*). Das Keimbläschen (*Kbl.*) hat eine seitliche Lagerung meist zwischen der Querwand (*Qu.a.Fz.*) und den Eizellenepithel (*Fzep.*) eingenommen.

Taf. VI, Fig. 7. Die Verbindungsstiele (*Vbst.*) sind definitiv zur Ausbildung gelangt. Das die Nährzellen umkleidende Follikelepithel erscheint membranartig. Die Kerne der Nährzellen nehmen infolge der Vorgänge im Kern ein gezacktes Aussehen an. Die Eizelle beginnt zu wachsen mit der einsetzenden Sekretion der Nährzellen (Vergr. 110).

Taf. VI, Fig. 8. Einzelnes älteres Keimfach. Vergr. 110. Durch die Sekretion der Nährzellen ist die Eizelle gewachsen. Sie übertrifft den Nährzellenkomplex an Größe. Von letzterem zieht sich eine Körnchenstraße (*Kstr.*) aus Nährzellensekret in die Eizelle herein. Der Follikelzellenrest (*FzR.*, vgl. Fig. 21, 19, 18) ist von den Nährzellen verbraucht worden und die Peritonealhülle (*Pt.* = *i.H.*) schmiegt sich dem Eifach und den Verbindungsstielen an. Das Follikelepithel der Eizelle hat sich zu einem Cylinderepithel umgewandelt.

Taf. VI, Fig. 9. Höhepunkt der Sekretion der Nährzellen. Vergr. 110. Die von den Nährzellkernen an das Plasma abgegebene Chromatinsubstanz wird vom Plasma

nicht mehr gelöst. Das Chromatin der Nährzellenkerne beginnt sich in die Mitte des Kernes zurückzuziehen und zu verklumpen.

Taf. VII, Fig. 10. Beginnende Degeneration der Nährzellen. Vergr. 110. Die Sekretion der Nährzellen hat aufgehört und die Follikelzellen beginnen zu sezernieren. Das Sekret (*Fzs.*) dieser Zellen bildet eine den Eidotter peripher umkleidende Schicht. An der Stelle, an welcher die Nährzellen mit der Eizelle in Verbindung stehen, beginnt der Eidotter in die Nährzellen einzutreten.

Textfig. 16. Die chromatische Kernsubstanz der Nährzellen ist zu länglichen Klumpen geballt. Gesteigerte Sekretion der Follikelzellen.

Taf. VII, Fig. 11. Die länglichen Chromatinballen haben sich kugelähnlich umgeformt. Vergr. 110.

Taf. VII, Fig. 12. Einplatzen der Nährzellen in die Eizelle. Kernsaft und Plasma der Nährzelle hat ein dotterartiges Aussehen angenommen.

Taf. VII, Fig. 13. Eizelle mit darin enthaltenen eingepreßten Nährzellen. Das sich auflösende Chromatin (*a.Chr.*) liegt regellos in der Eizelle verstreut. Kernsaft und Nährzellplasma sind getrennt in der Eizelle als zwei Klumpen noch wahrzunehmen. Der Verband der Follikelzellen zeigt eine Lockerung und teilweise Auflösung.

Textfig. 17 u. 18 stellen zwei Nährzellenstadien dar, die in der Entwicklung zwischen Fig. 24 und 25 stehen. Vergr. 510.

Textfig. 17. Nährzellenkappe in beginnender Auflösung. An den Zellgrenzen der Nährzellen zeigt das Plasma eine blasige Struktur (*blNzpl.*). Infolge der starken Plasmabuchten erscheinen die Kerne außerordentlich verzweigt. Das Chromatin hat sich mehr nach der Mitte der Kerne zurückgezogen unter teilweiser Lösung kleiner Partikel. Zwischen Chromatin und Zellplasma erscheint eine Zone von hellem Kernsaft.

Textfig. 18. Auflösung der Nährzellen. Das Nährzellenplasma beginnt sich in Dottersubstanz umzuwandeln. Die chromatische Substanz hat sich verklumpt und steht kurz vor dem Zerfall in einzelne Klumpen (vgl. Fig. 25). Der Kernsaft selbst erscheint, da er gelöste Chromatinsubstanz enthält, granuliert. Die Zellgrenzen sind verschwunden.

Taf. VII, Fig. 14. Aufgelöste Nährzellen (vgl. Fig. 27). Vergr. 510. Die Chromatinsubstanz fällt bereits hier einer teilweisen Lösung anheim. Es bildet sich dadurch um die einzelnen Chromatinballen ein dunkler, dottersubstanzähnlicher Hof. Der Kernsaft erscheint noch dichter granuliert als zuvor. Das gesamte Nährzellenplasma ist zu kleinen Dotterpartikelchen umgewandelt.

Textfig. 19—26 stellen die chromatischen Vorgänge im Kerne der Nährzellen dar.

Textfig. 19. Erster Zerfall der Nucleolen in größere Körner.

Textfig. 20. Zerfall dieser Körner in kleinere Körner.

Textfig. 21. Zerfall der Körner in kleine Partikel.

Textfig. 22. Übergang dieser Partikel ins Plasma.

Textfig. 23. Heranwachsen dieser Partikel mit beginnender Verklumpung.

Textfig. 24. Zunehmende Verklumpung der Chromatinkörner.

Textfig. 25. Vollständige Verklumpung der Chromatinkörner.

Textfig. 26. Teilweise Lösung und beginnende Lösung des Chromatins.

Referate.

Tönniges, C., Die Trichocysten von *Frontonia leucas* (Ehrbg.) und ihr chromidialer Ursprung. Ein Beitrag zur Chromidialtheorie. Arch. f. Protistkde. Bd. XXXII. S. 298—378. 2 Tafeln u. 23 Fig. i. Text.

Tönniges bringt eine eingehende Beschreibung der Lage, des Baues und der Entstehung der Trichocysten. Die Struktur des Ectoplasmas von *Frontonia* ist nach T. von Brodsky mißverstanden und richtig so aufzufassen, wie Bütschli u. Schewiakoff es tun. Unmittelbar unter der Pellicula liegt die dünne Alveolarschicht, darauf folgt das dichte mit Körnern erfüllte Corticalplasma. Die Trichocysten liegen im Corticalplasma und erreichen mit ihrem Haarfortsatz die Pellicula. Diese besteht aus regelmäßig angeordneten »Feldchen« die von »Leisten« begrenzt sind. Während nun die Cilien inmitten der Feldchen stehen, liegen die Fortsätze der Trichocysten zwischen den Alveolarwaben und enden an den Leisten.

Die Trichocyste besteht von außen beginnend aus dem erwähnten »haarförmigen Fortsatz«, der in den verdickten »Kopf« übergeht; es folgt eine Einschnürung, der »Hals« und dann der eigentliche »Körper« der Trichocyste. Kopf und Körper sind z. B. bei den Trichocysten von *Paramaecium* morphologisch nicht getrennt, wohl aber färberisch zu unterscheiden. In den Trichocysten war nichts von einem aufgerollten Faden oder dergleichen zu beobachten. An der Membran, die die ganze Trichocyste umgibt, fanden sich feine Fibrillen, die vielleicht als eine Art Myoneme aufzufassen und bei der Eigenbewegung der Trichocyste beteiligt sind.

Die ausgeschnellten Trichocysten haben die 8—10fache Länge der ruhenden und laufen auf beiden Enden spitz zu. Die von früheren Autoren bei verschiedenen Formen beobachteten »Anhänge« an der Spitze der ausgeschnellten Trichocysten kommen tatsächlich sowohl fadenförmig wie beutelförmig vor, aber wahrscheinlich nur bei Einfluß von Agentien. Die auf natürliche Weise explodierten Tr. sollen keine (oder nur spitze) Anhänge zeigen.

Als Veranlassung zur Explosion der Tr. hatte Brodsky Eindringen von Wasser angenommen. Tönniges weist dies zurück und macht wahrscheinlich, daß ein vom Corticalplasma ausgeübter Druck (das ganze Tier kontrahiert sich) die Tr. in Tätigkeit setzt.

Die alte Frage, wie diese Explosion vor sich geht, hat leider auch Tönniges nicht lösen können. Er neigt zu der Auffassung, daß nicht die ganze Trichocyste sich kautschukartig verlängert, sondern daß ein Faden aus ihr ausgestülpt wird. Der Vorgang konnte aber im Detail nicht verfolgt werden, und da in der ruhenden Tr. von einem Faden nichts zu finden war, so ist keine Erklärung zu beweisen. Während Brodsky auch als Triebkraft bei der Explosion chemische Kräfte annahm, glaubt Tönniges, daß sie von mechanischen Ursachen in der Trichocyste selbst ausgeht.

Sehr eingehend beschreibt T. die Entstehung der Trichocysten, die er auf Kernbestandteile zurückführt.

Im Macronucleus der *Frontonia* ballen sich an einzelnen Stellen chromatische und achromatische (Plastin-)körnchen zusammen zu den sog. »Trichochromidien«. Die Entwicklung dieser Gebilde läßt sich ununterbrochen verfolgen. Zunächst bildet sich eine Chromatinmasse und eine Achromatinmasse, eng aneinanderliegend. Dem Achromatin soll eine aktive, dem Chromatin eine passive Rolle zukommen. Im Achromatin zeigt sich auf diesem Stadium ein stark färbbares Körnchen in einem hellen Hof, das genau wie ein Centriol imponiert. Seine Entstehung und sein Verbleib sind nicht nachweisbar. Teilungen der Trichochromidien hat T. nicht beobachtet. — Die chromatische Masse wird über das ganze Achromatin verteilt und an der Peripherie bildet sich eine Art Kernmembran aus. Darauf konzentriert sich im Innern ein Chromatinstab. Auf diesem Stadium wird das noch kugelförmige Trichochromidium aus dem Macronucleus ins Cytoplasma ausgeschieden. Hier streckt es sich in die Länge und wandert aktiv ins Corticalplasma, während sich im Innern die Ausbildung der Trichocyste abspielt. Aus dem Chromatinstab entstehen Fortsatz, Kopf und Körper der Trichocyste. Das Achromatin, an Masse verringert, umgibt diese in dünner Schicht und liefert vermutlich die myonemartigen Fibrillen, die zwischen Membran und Körper der fertigen Trichocyste liegen.

Den Schluß der Arbeit bildet eine Besprechung der Nesselkapseln von Coelenteraten, die von Wassilieff und Moroff ebenfalls auf Chromidien zurückgeführt wurden, und ähnlicher Gebilde bei andern Protozoen (Spiralfaden der Myxosporidien nach Awerinzew), die als Homologa der Trichocysten von *Frontonia* aufzufassen seien.

Walter Mulsow[1] (Berlin).

J. Gelei, Bau, Teilung und Infektionsverhältnisse von *Trypanoplasma dendrocoeli* Fantham. In: Arch. f. Protistenk. Bd. XXXII. S. 171 bis 204. 1 Tafel.

Trypanoplasma dendrocoeli zeigt in vielem Ähnlichkeit mit den von Jollos beschriebenen Verhältnissen von *Trypanoplasma helicis*. Das Protoplasma enthält neben Volutinkörnchen häufig eine zweite Art von Körnern, die vielleicht vom Blepharoplast stammen; mitunter erschien es längsgestreift. Neben dem kleinen Caryosomkern liegt der größere in Form und Struktur sehr variable Blepharoplast, umgeben von einer deutlichen Membran. Das Hinterende des Blepharoplasten ist vergänglich, es scheint abgeworfen oder ausgeleert zu werden und dadurch die erwähnten Körnchen im Plasma zu liefern. Am Vorderende des Bl. wurde eine Vacuole beobachtet. Von den Basalkörnern der beiden Geißeln entspringen Fasern (Fibrillen?), die sich proximal vereinigen, aber nicht in den Blepharoplasten zu treten scheinen.

Die Teilung des Kerns erfolgt mitotisch mit Centrodesmose, Spindel- und Hantelform. Es scheint nur das Chromatin des Caryosoms teilzunehmen. Die Kernmembran wird wie bei *Tr. helicis* erhalten und auf die beiden Tochterkerne verteilt. Der Blepharoplast zeigt das Bild einer primitiven amitotischen Durchschnürung; eine feinere Teilungsfigur wurde nicht beobachtet. Die Vacuole kann ebenfalls geteilt werden. Die alten

[1]) Der junge, hoffnungsvolle Zoologe, dem wir eine sorgfältige Untersuchung über die Konjugation der Stentoren verdanken, hat inzwischen leider den Tod für das Vaterland gefunden (Anm. d. Red.).

Basalkörner teilen sich, und aus den neuen Körnern wachsen die beiden neuen Geißeln hervor. Die Teilungsebene ist die Symmetrieebene des Körpers.

Tr. dendrocoeli wurde frei im Darm und der Bursa copulatrix, außerdem aber intracellulär in verschiedenen Epithelien des Darmtractus und der Genitalorgane sowie in Bindegeweben gefunden. Die infizierten Zellen sind stellenweise garnicht, anderswo stark verändert; es scheint Phagocytose vorzukommen. Die Infektion erfolgt wohl vorwiegend bei der Copulation der Dendrocoelen. **Walter Mulsow** (Berlin).

Klitzke, M., Über Wiederconjuganten bei *Paramaecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. XXXIII. S. 1—20.

Bei *Paramaecium caudatum* entwickeln sich, wie schon Maupas richtig festgestellt hatte, zunächst 4 Macronucleusanlagen. Aus der ersten Teilung gehen dann 2 Individuen mit je zwei Großkernen hervor, und erst nach der zweiten wird der normale Kernapparat wieder hergestellt. Demgemäß lassen sich schon bei schwacher Vergrößerung Paramaecien der ersten, zweiten und der späteren Generationen nach einer Conjugation leicht unterscheiden. Klitzke konnte nun häufig nachweisen, daß Paramaecien sowohl der ersten wie der zweiten Generation wieder conjugieren (wie dies besonders von Enriques für *Chilodon* angegeben worden ist). Die Conjugation verläuft bei Wiederconjuganten ebenso wie bei den gewöhnlichen Conjuganten, doch teilen sich die Kerne weniger präzise. — Der Prozentsatz der Wiederconjuganten ist bei der ersten Generation erheblich geringer als bei der zweiten, und bei dieser geringer als bei normalen Tieren.

Aus diesem Zahlenverhältnis glaubt Klitzke auf das Vorhandensein einer mit der Zahl der vegetativen Teilungen wachsenden inneren Geschlechtspotenz schließen zu dürfen. Aus dem abnormen Zustand des Kernapparates dürfe man nämlich dies Zahlenverhältnis nicht erklären; denn wenn das Vorhandensein von zwei Großkernen und noch mehr das von vieren ein Conjugationshemmnis darstelle, so müßten bei großkernlosen Infusorien, wie sie gelegentlich vorkommen, Conjugationen besonders häufig sein, was aber im Widerspruch mit den tatsächlichen Beobachtungen stände. (Ref. erscheint diese ganze Beweisführung verfehlt, da wir ja nur annehmen dürfen, daß ein abnormer Kernzustand schlechthin die Conjugationsfähigkeit herabsetzt, und eine Abnormität ist natürlich sowohl durch das Fehlen wie durch die Verdoppelung bzw. Vervierfachung des Macronucleus gegeben. Daß es sich nur um einfache Massenwirkung handle, ist eine ganz willkürliche, von vornherein wenig wahrscheinliche Annahme. Und nur gegen diese richtet sich die Beweisführung Klitzkes. Das Vorhandensein einer »mit der Zahl der Teilungen wachsenden inneren geschlechtlichen Potenz« wird also durch die mitgeteilten Beobachtungen keineswegs dargetan.) **V. Jollos** (Berlin).

Jameson, A. P., A new Phytoflagellate (*Parapolytoma satura* n. g. n. sp.) and its method of nuclear division. Arch. f. Protistenk. Bd. XXXIII. S. 21—44.

Beschreibung des Baus und der Vermehrung einer neuen, *Polytoma* nahestehenden, farblosen Chlamydomonade. Bei der Kernteilung werden sehr klare Spindeln mit acht sich der Quere nach durchschnürenden Chromosomen gebildet. Die Basalkörner mit den Geißeln werden von dem einen der entstehenden Tochterindividuen übernommen, während sie in dem (bzw. bei Mehrfachteilungen in den) anderen durch Abschnürung

vom Caryosom aus neu entstehen. Verf. betont besonders nachdrücklich das absolute Fehlen irgendwelcher Centriole bei der Teilung und hält ein Übersehen derartiger Gebilde von seiner Seite wegen der Klarheit der Bilder für ausgeschlossen. (Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß bei der *Parapolytoma* sehr nahestehenden *Polytoma uvella* erst unlängst von Entz (Berichte d. Deutschen Zool. Ges.) recht deutliche Centriole nachgewiesen worden sind! Ref.). **V. Jollos** (Berlin).

Ikeda, J., Studies on some Sporozoan Parasites of Sipunculoids. II. *Dobellia binucleata* n. g. n. sp., a new coccidian from the gut of *Petalostoma minutum* Keferstein. Arch. f. Protistenk. Bd. XXXIII, S. 205—246.

Eingehende Darstellung des Entwicklungsganges eines neuen Coccidiums: Aus den Sporozoiten entstehen sexuell differenzierte Schizonten, von denen die weiblichen innerhalb der Epithelzellen und zum Teil sogar intranucleär, die männlichen dagegen epizellulär heranwachsen und in eine Anzahl von Makro- bzw. Mikromerozoiten zerfallen. Aus Merozoiten gehen späterhin die sich stets intracellulär entwickelnden Gametocyten hervor. Innerhalb einer Epithelzelle legen sich auch Makro- und Mikrogametocyten aneinander, und während die weibliche Form reift, bildet der Mikrogametocyt zahlreiche geißellose und fast nur aus Kernsubstanz bestehende Mikrogameten. Durch eine Art »Empfängniskugel« dringt ein Mikrogamet in den reifen Makrogameten ein, der daraufhin eine gelatinöse Substanz ausscheidet, die das Eindringen weiterer Gameten verhindert. Gleichzeitig umgibt er sich mit einer ständig dicker werdenden Membran. Im befruchteten Makrogameten kommt es zu einer Kernverschmelzung und darauf zu wiederholten Teilungen, die unmittelbar — ohne Sporocystenformation — zur Bildung zahlreicher Sporozoiten führen. Ikeda vermutet, daß auch die Sporozoiten bereits sexuell differenziert sind, da er zweierlei Cysten feststellen konnte. — Fast auf allen Stadien besitzt *Dobellia binucleata* zwei »kernartige Strukturen«. Bei der Schizogonie teilt sich aber nur der »Hauptkern«, während der »accessorische« unverändert in den »Restkörper« gelangt. Die Merozoiten besitzen demgemäß nur einen Kern, der zwei Caryosome aufweist. Diese Caryosome sollen nun späterhin ins Plasma treten und einen neuen Haupt- sowie accessorischen Kern bilden, während der Rest des ursprünglichen Mesozoitenkerns degenerieren soll.

Recht eigenartige Vorgänge gibt Verf. ferner bei der Reifung der weiblichen Geschlechtsform an: Der Kern des Makrogametocyten verliert fast seine ganze chromatische Substanz, die als Chromidien ins Plasma übertreten und hier zum Teil zu einem neuen kleinen Kern, dem weiblichen »Vorkern« werden soll, während der chromatinarme ursprüngliche Kern des Makrogametocyten nach Ikedas Ansicht auch hier zugrunde geht. —

Ref. erscheinen diese cytologischen Interpretationen recht anfechtbar und durch die beigegebenen Figuren keineswegs bewiesen. Bei der sehr geringen Größe der meisten Stadien — Sporozoiten, Merozoiten und Mikroschizonten messen nur wenige μ — sind Verwechslungen und irrige Deutungen der einzelnen Strukturen überaus leicht möglich, so daß auch die Kernnatur des »accessorischen Kernes« bezweifelt werden kann, zumal da er sich ja im Gegensatz zu dem Blepharoplast (Kinetonucleus) der Binucleaten bei der Vermehrung des Coccidiums nicht teilt! **V. Jollos** (Berlin).

Swarczewsky, B., Über den Lebenscyclus einiger Haplosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. XXXIII. S. 49—108 mit 5 Tafeln.

Der Entwicklungsgang zweier interessanter Parasiten von Meeresfischen (*Crenilabrus ocellatus*, *Cr. pavo*) wird von Swarczewsky mit erfreulicher Vollständigkeit und Genauigkeit geschildert. Die jüngsten Stadien beider Arten sind kleine einkernige Amöboidformen. Diese wachsen unter ständiger Kernvermehrung (durch klare mitotische Teilungen) bedeutend heran und können sich auf den verschiedensten Stadien dieses Wachstums durchschnüren und sich so stark vermehren. Schließlich aber werden die Amöboide von einer cystenartigen Hülle umgeben, die bei der einen Art, *Ichthyosporidium giganteum*, einem Mesenteriumbewohner. offenbar von dem Gewebe des Wirtes, bei dem auf den Kiemenblättern schmarotzenden *Ichthyosporidium hertwigi* dagegen vom Parasiten selbst ausgeschieden wird. Innerhalb dieser Hülle geht die Kernvermehrung (bei *I. giganteum* sogar auch das Wachstum) fort, bis bei beiden Arten geschlechtliche Prozesse einsetzen. Bei *Ichthyosporidium giganteum* treten die Kerne paarweise zusammen, die trennenden Kernmembranen schwinden, und es kommt somit zu einer engen Vereinigung je zweier Kerne, die aber noch keine völlige Verschmelzung darstellt, da die Caryosome deutlich getrennt bleiben. Auf diesem Stadium zerfallen nun die großen Amöboide in eine Anzahl von Teilstücken, deren jedes in der Regel nur ein derartiges conjugiertes Kernpaar enthält. In den so entstehenden kleinen Zellen teilen sich die Kernpaare durch gleichzeitig ablaufende Mitosen noch zweimal, wobei auf die erste Teilung auch eine Durchschnürung des Plasma folgt, während nach der zweiten sich die kleinen Zellen (»Sporoblasten«) mit einer Hülle umgeben und zu Sporen werden. Jede Spore enthält also zunächst zwei der erwähnten Kernpaare, von denen dann das eine Paar zugrunde geht. Die beiden anderen conjugierten Kerne müssen dagegen späterhin — entweder noch in der Spore oder beim Ausschlüpfen des Amöboiden — endgültig verschmelzen, da ja die jungen Amöboiden, von denen wir ausgingen, anfangs einkernig sind.

Bei *Ichthyosporidium giganteum* haben wir demnach einen klaren Fall von Autogamie. — Bei *I. hertwigi* finden sich nun bei der Sporenbildung im wesentlichen die gleichen Vorgänge, nur mit der interessanten Abweichung, daß in der Regel zunächst das ganze Plasmodium in eine größere Anzahl von einkernigen kleinen Zellen — Gameten — zerfällt, die dann copulieren. Nach der Plasmaverschmelzung erfolgt auch hier zuerst nur eine enge Vereinigung, hierauf eine zweimalige Teilung der conjugierten Kerne und erst später die Bildung des Synkaryons.

Die beiden Parasiten zeigen also aufs schönste den Übergang von typischer Gametencopulation zur Autogamie durch einfachen Ausfall der Plasmadurchschnürungen, ein Übergang, der noch dadurch klarer wird, daß auch bei *I. hertwigi* gelegentlich der Zerfall des Plasmodiums in Gameten ausbleiben kann, so daß dann auch hier die Kerne unmittelbar paarweise zusammentreten.

Ähnlich wie bei den Ichthyosporidien liegen nach Swarczewsky auch die Verhältnisse bei der Sporenbildung des als *Pleistophora periplanetae* mehrfach beschriebenen Parasiten der Küchenschabe. Es kommt bei diesem zu einer endogenen Gametenbildung, und je zwei Gameten (die mit den »Kernen« von Epstein identisch sind) vereinigen sich, ohne daß jedoch gleich eine Verschmelzung der Kerne stattfindet. Diese erfolgt wie bei den Ichthyosporidien erst nach Ausbildung der Spore und vorangegangener zweimaliger Teilung der Kerne.

Von cytologischen Einzelheiten der Arbeit sind vor allem die Kernteilungsvorgänge von Interesse. Verf. konnte bei allen drei untersuchten Arten klare Mitosen (bzw. Promitosen) mit sehr deutlichen Centriolen leicht einwandsfrei feststellen. Er hebt aber hervor, daß auf späteren Teilungsstadien die zuvor in einer Äquatorialplatte konzentrierte chromatische Substanz sich über die achromatische Spindel und die Centriole ausbreitet und sie derart überdeckt, daß eine typische Amitose vorgetäuscht wird, wie sie auch bei verwandten Formen in Unkenntnis der vorangegangenen die mitotische Teilung beweisenden Stadien beschrieben wurde. Neben der Zweiteilung findet sich bei *Ichthyosporidium giganteum* nach S. auch eine multiple Kernvermehrung: Der Kern wächst stark heran, und in ihm sondert sich eine große Anzahl einzelner chromatischer Körper (Tochterkaryosome? Ref.), die nach Schwinden der Kernmembran ins Plasma übertreten, wo sie auseinanderweichen, aber noch längere Zeit durch achromatische Züge unter sich verbunden bleiben können. Die so entstandenen zahlreichen »Tochterkerne« bestehen nur aus einem Karyosom, das demnach den gesamten generativen Kernteil enthalten muß, und auch bei den durch ständige Zweiteilungen gebildeten Kerne bleibt schließlich bei ihrer paarweisen Vereinigung nur das Karyosom erhalten, während der Außenkern und die Membran erst nach der endgültigen Kerncopulation wieder neu gebildet werden. [Obwohl die Beschreibung der multiplen Kernteilung und der daraus hervorgehenden zunächst nur durch ein Karyosom repräsentierten Tochterkernen durchaus den vom Ref. bei Coccidien mitgeteilten Verhältnissen entspricht, muß doch erwähnt werden, daß manche der von Swarczewsky abgebildeten Stadien seiner multiplen Teilung doch den Verdacht nahelegen, daß es sich nur um degenerative Prozesse handeln könne Ref.]. Auf die interessanten conjugierten Mitosen vor der Sporenbildung wurde schon hingewiesen. [Derartige paarweise Anordnung und Teilung von Kernen erinnert sehr an die Verhältnisse bei Pilzen, wie denn überhaupt manche der bisher als Haplosporidien bezeichneten Parasiten weitgehende Übereinstimmung mit Pilzen zeigen oder sich bei genauerer Untersuchung sogar als echte Pilze erwiesen. Ref.]

Sowohl *Ichthyosporidium giganteum* wie der erwähnte Parasit der Küchenschabe wurden von früheren Untersuchern als zur Gattung *Pleistophora* gehörig zu den Mikrosporidien gestellt, von denen sie aber Swarczewsky wegen des abweichenden Baues und Entwicklungsganges der Spore mit Recht trennt. **V. Jollos** (Berlin).

Kuczynski, M., Untersuchungen an Trichomonaden. Arch. f. Protistenk. Bd. XXXIII. S. 119—204.

Die Arbeit bringt eine sorgfältige Darstellung des Baues und der Teilungsvorgänge verschiedener Vertreter der Flagellatengattung *Trichomonas*, die besonders wegen der zu ihr gehörigen Parasiten des Menschen Beachtung gefunden hat. Manche irrigen Angaben früherer Untersucher werden dabei richtig gestellt.

Cytologisch von Interesse sind besonders die Vorgänge bei der Kernteilung: Bei *Trichomonas* findet sich eine klare Mitose mit konstanter Chromosomenzahl. Ihr Verlauf ist zum Teil auch im Leben gut zu verfolgen. Zu Beginn der Teilungsprozesse weist der Kern ein achromatisches Reticulum auf, auf dem das Chromatin sehr fein verteilt ist. Eine Membran umgibt ihn, innerhalb deren sich auch alle weiteren Vorgänge abspielen. Zunächst kondensiert sich die chromatische Substanz an verschiedenen Stellen, und es werden acht allmählich immer deutlicher hervortretende Chromosomen gebildet. Jedes Chromosom ist aus zwei hintereinanderliegenden Granula zusammengesetzt und

weist häufig schon sehr frühzeitig einen Längsspalt auf, so daß es also als »Tetrade« erscheint. — Neben dieser regulären Genese der Chromosomen wurde auch ihre Bildung von einem »Amphinucleolus« aus beobachtet (ähnlich wie bei der Oogenese von Echinodermen nach den umstrittenen Angaben von Hartmann, Retzius u. a.). — Die Chromosomen ordnen sich zu einer Äquatorialplatte, werden aber alsdann nicht wie bei Infusorien im Sinne eines »Primärtypus« einfach verteilt, sondern scheinen zuerst paarweise zu verschmelzen, um alsdann in der Richtung des vorgebildeten Längsspaltes durchschnürt zu werden. Zu jedem Pol wandern also vier Chromosomen, die wesentlich größer erscheinen als die Chromosomen während der Prophase, und deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Stücken erkennen lassen. In den entstehenden Tochterkernen bleiben die Chromosomen noch einige Zeit erkennbar, späterhin können sie ganz entsprechend der zweierlei Entstehung entweder allmählich körnig zerfallen oder zu einer Art Amphinucleolus zusammentreten.

Im Kern der Trichomonaden soll nach Kuczynski kein Centriol vorhanden sein. Als Teilungsorganell funktioniert vielmehr nach seinen Beobachtungen der extranucleäre »Basalkörper« (von dem die Geißeln entspringen). **V. Jollos** (Berlin).

Arndt, A., Über generative Vorgänge bei *Amoeba chondrophora* n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. XXXIV. S. 39—60.

Die von Arndt bei einer neuen aus Grasaufgüssen isolierten Amöbe beschriebenen und als generative Prozesse gedeuteten Erscheinungen bestehen darin, daß periodisch im encystierten Zustande vom Caryosom ein oder mehrere Stücke abgeschnürt werden und alsdann im Plasma übertreten und sich hier stark vermehren sollen. Die auf diese Weise in großer Zahl gebildeten »Caryosomchondrien« treten dann nach Arndt zu einem neuen Kerne zusammen, während der alte degeneriert.

[Die der Arbeit beigegebenen Abbildungen sind kaum geeignet, diese recht absonderlich erscheinenden Vorgänge zu beweisen. Bei der Fülle verschiedener stark färbbarer Einschlüsse, die man häufig schon in normalen, geschweige denn in degenerierenden Amöbencysten antrifft, liegen Verwechslungen und Seriierung überhaupt nicht zusammenhängender Bilder recht nahe, und die regelmäßige Anordnung der Körner, ihr Fehlen bei den freibeweglichen Amöben und das nicht Hervortreten plasmatischer Degeneration neben der des Kernes sind keineswegs ausreichende Stützen für die Interpretation des Verfassers.]

Neben diesen angeblichen geschlechtlichen Vorgängen beschreibt Arndt auch gewöhnliche Cysten, in denen sich mehr oder weniger zahlreiche, häufig konzentrisch um den Kern angeordnete Mitochondrien-artige Körperchen finden. Von Interesse ist sein Versuch, diese konzentrische Anordnung mit den sog. Liesegangschen Ringen (beim Diffundieren eines Tropfens Silbernitrat durch Kaliumbichromatgelatine) in Zusammenhang zu bringen.

Der Kern der freien Amöbe ist ein Caryosomkern ohne (?) Außenchromatin, nach der Encystierung aber wird das Caryosom durch Abströmen von chromatischer Substanz stark reduziert und dafür ein nicht unbedeutender Außenkern gebildet.

V. Jollos (Berlin).

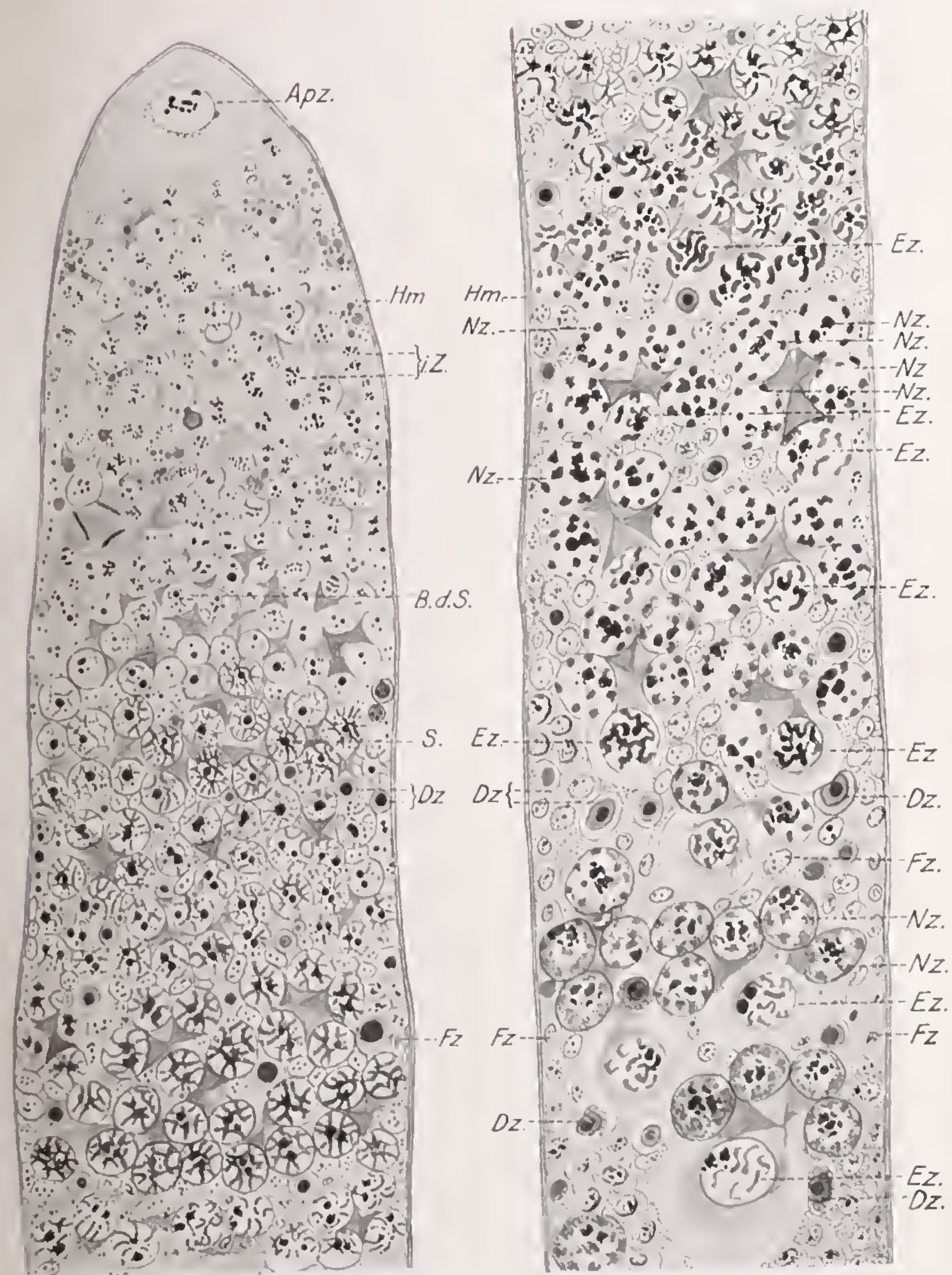


Fig. 1. Fig. 2.

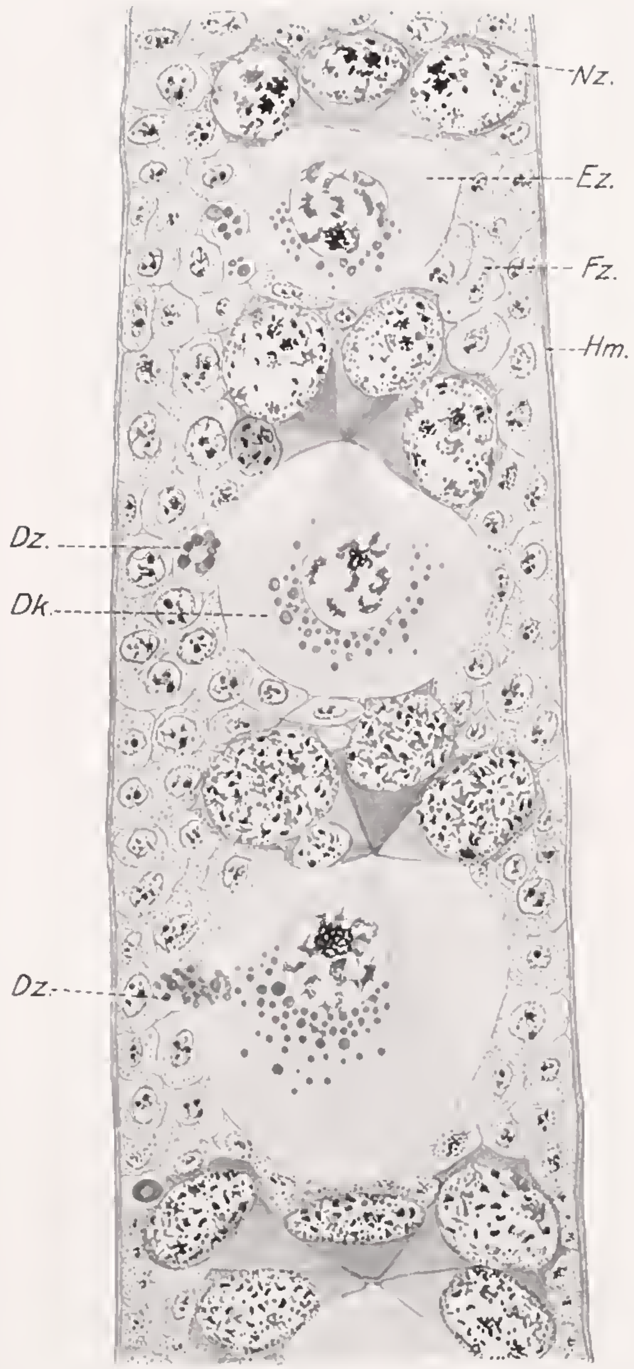


Fig. 3.

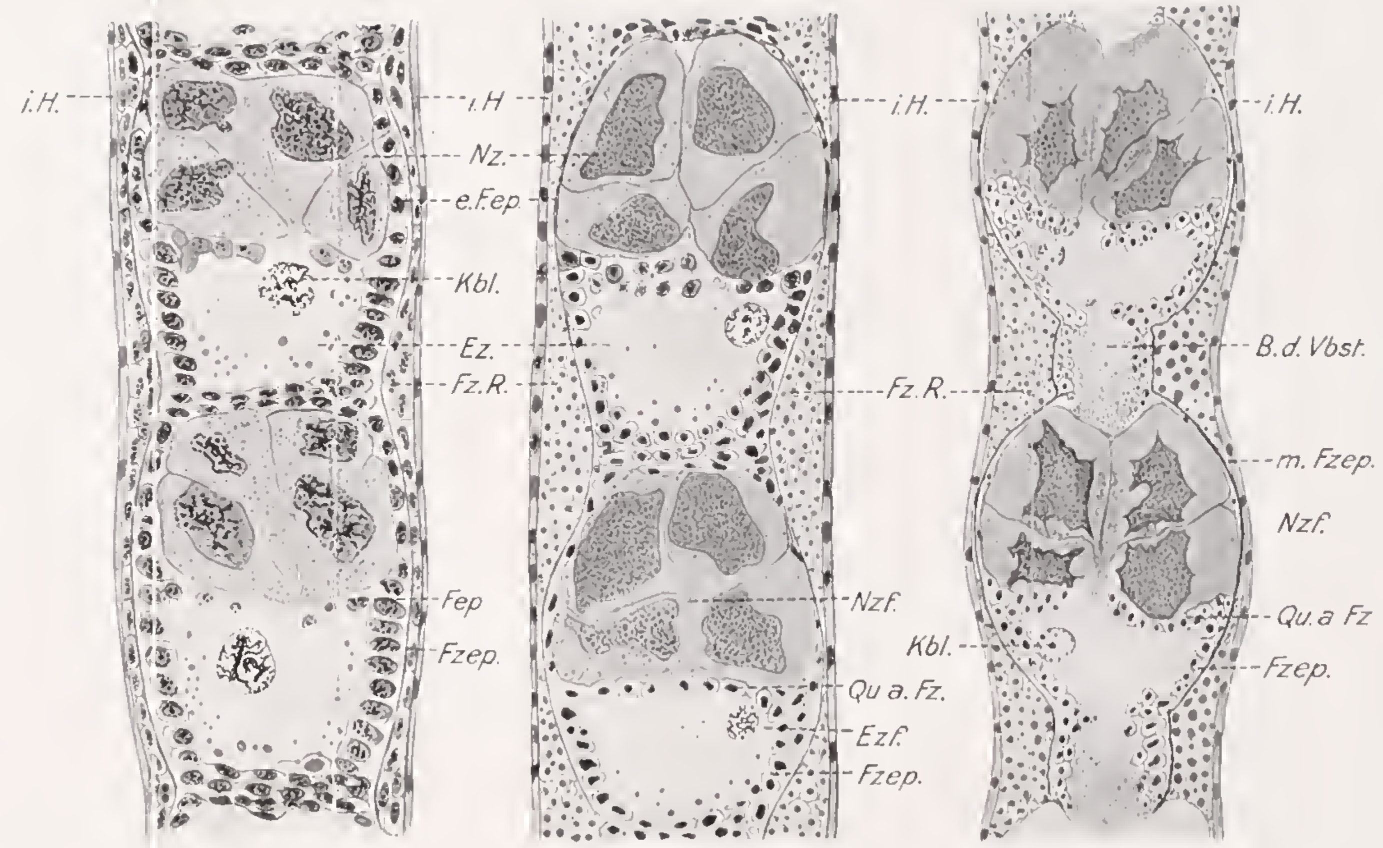


Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.

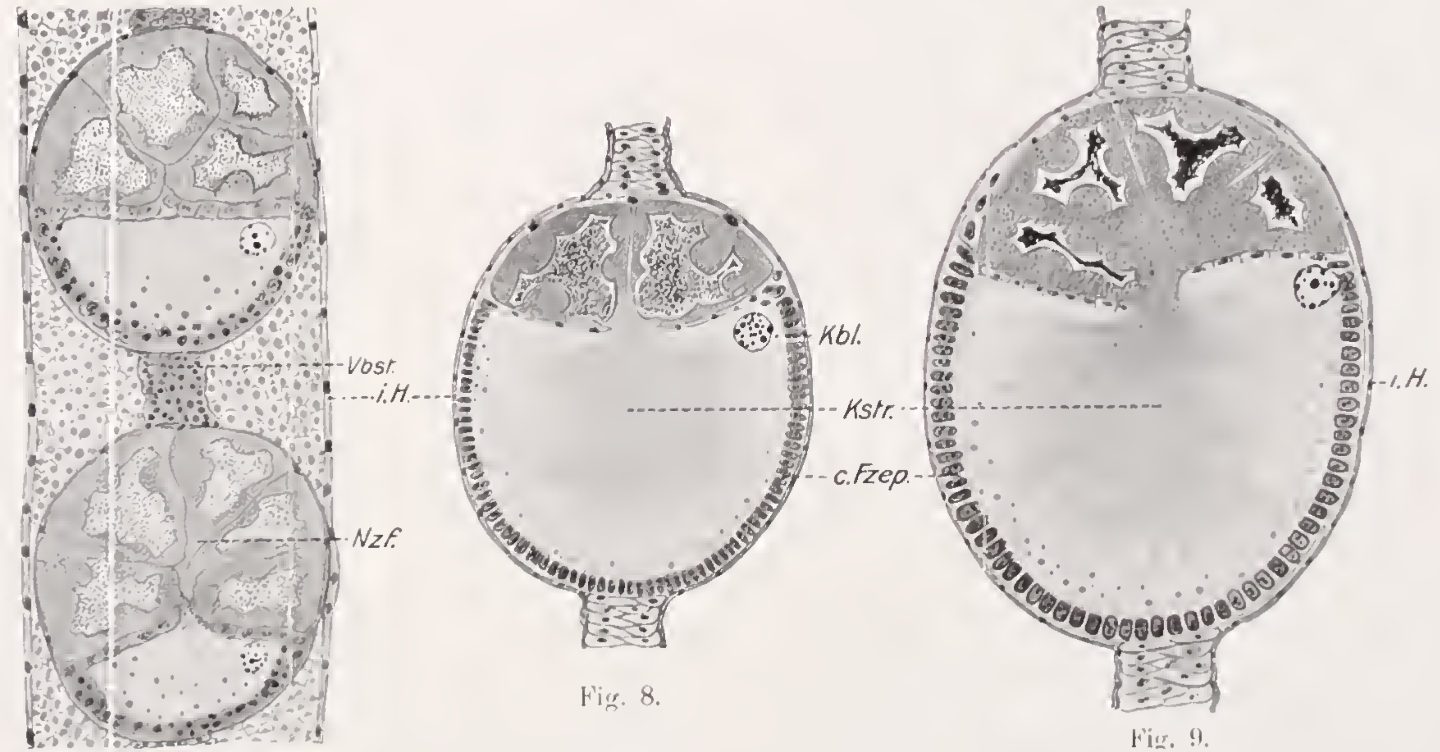


Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9.

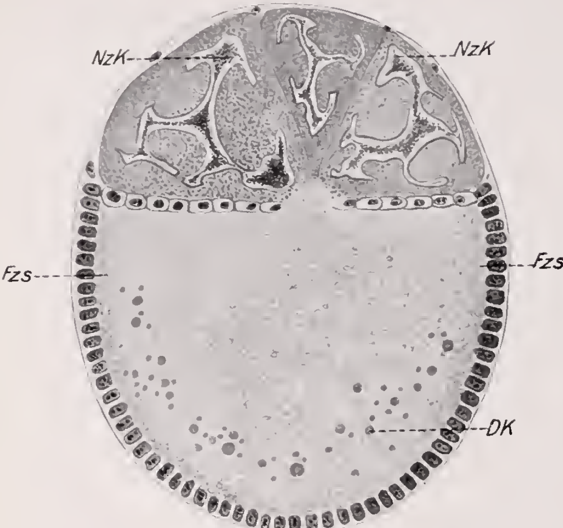
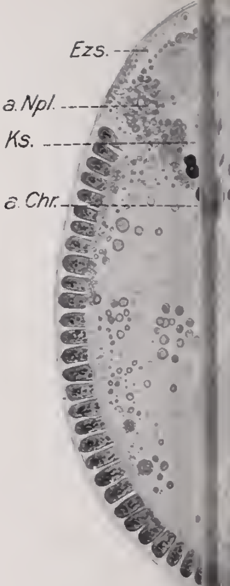


Fig. 10.



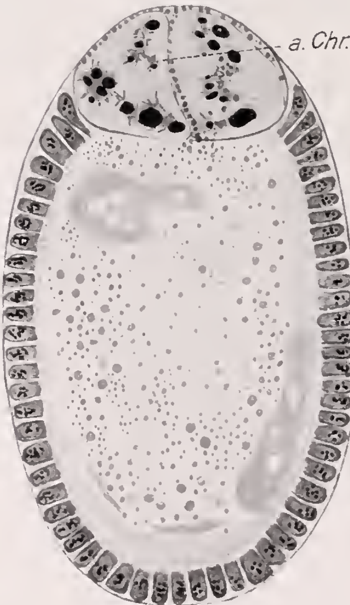
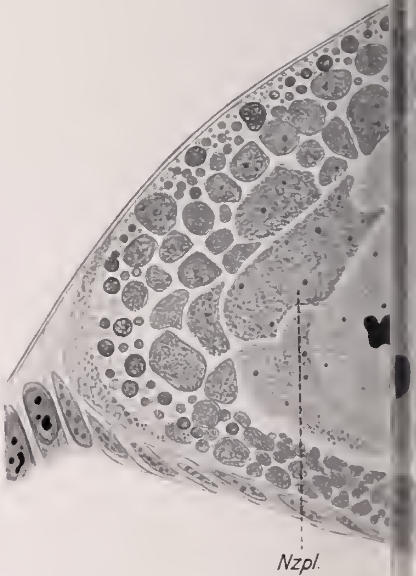


Fig. 11.



Ezep.
Fzs.

12.

a. Chr.
Ezep.
Ks.
Npl.

Fig. 13.

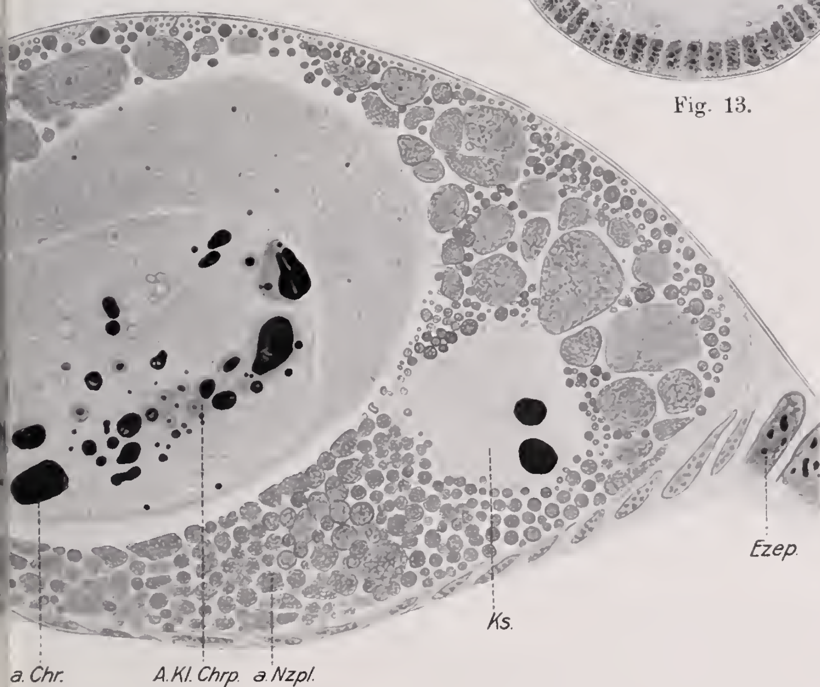


Fig. 14.

Sind die Heterochromosomen wahre Chromosomen?

Untersuchungen über ihr Verhalten in der Ovogenese von *Leptophyes punctatissima.*

Von

Otto L. Mohr.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Kristiania.)

Mit zwei Figuren im Text und Tafel VIII.

Inhalt.

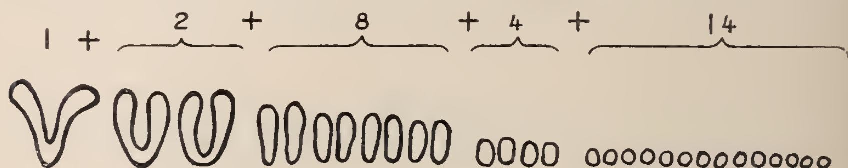
I. Einleitung.

In einer ausführlichen Arbeit: »Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei *Locusta viridissima*« (Archives de Biologie) habe ich den Geschlechtszellen dieser Locustide eine zusammenhängende und eingehende Untersuchung gewidmet.

Diese Arbeit befand sich in der zweiten und letzten Korrektur und die Tafeln waren schon reproduziert, als der Krieg ausbrach und vorläufig die Veröffentlichung verhindert hat. Da die darin gemachten Beobachtungen aber die Voraussetzung der folgenden Mitteilung bilden, ist es

notwendig, sie hier einigermaßen zu rekapitulieren, besonders da sie in den meisten wichtigeren Punkten zu anderen und oft ganz entgegengesetzten Resultaten führen als die, zu welchen Otte (07) in einer Abhandlung über denselben Gegenstand gekommen ist.

Die Chromosomenzahl ist in den männlichen Geschlechtszellen wie in den männlichen somatischen Zellen bei *Locusta viridissima* 29. Das Zählen bietet keine Schwierigkeiten. Die Formen- bzw. Größenverhältnisse der Chromosomen gehen aus dem beistehenden Chromosomenschema hervor:



Textfigur A.

Chromosomenschema der Spermatogonien und der männlichen somatischen Zellen bei *Locusta viridissima*.

Von den drei V-förmigen Chromosomen ist das eine das Heterochromosom, welches sich als ein typisches Monosom verhält und dessen Entwicklung während der ganzen Chromatinreifung ununterbrochen sich verfolgen läßt.

Als Hauptresultat meiner Untersuchungen über den letzten Gegenstand geht hervor, daß das Heterochromosom in den männlichen somatischen Zellen ganz und gar den Autosomen ähnlich ist, so ähnlich, daß nur die Formenverhältnisse der Chromosomen in Verbindung mit der Unpaarigkeit des Monosoms überhaupt seine Existenz während der Teilungen zu konstatieren gestattet.

Über das Verhalten des Monosoms in den Spermatogonien will ich unten während einer kurzen vergleichenden Betrachtung des Leptophyesmonosoms sprechen. Dort will ich auch morphologische Sonderzüge der Bildung erwähnen, welche schon in den Spermatogonien den Heterochromosomencharakter zu konstatieren erlauben. Wir werden aber sehen, daß das Monosom trotz dieser Sonderzüge sich während der Teilungen ganz so wie die Autosomen verhält, wie es auch sonst prinzipiell dieselben Veränderungen wie diese — obwohl etwas modifiziert — durchmacht.

In den jungen Spermatocyten geht aber das Heterochromosom seinen eigenen Weg und erleidet Formenveränderungen, die von denen der Autosomen äußerst verschieden sind.

Übersehen wir aber die ganze Entwicklung der Spermatocyten im Zusammenhang, so werden wir bald darüber klar, daß dieser scheinbar

absolute Unterschied nur ein relativer ist. Das Heterochromosom unterliegt denselben Gesetzen wie die Autosomen, und die Verschiedenheiten lassen sich auf das Verhalten zurückführen, daß es keinen Partner hat, mit welchem es — wie die Autosomen es tun — die Verbindungen eingehen kann, welche zur Reduktion der Autosomenzahl führen.

Um die Richtigkeit dieser Behauptung zu zeigen, will ich die Spermatocytenbeobachtungen bei *Locusta* in ein Schema sammeln, indem ich die Entwicklung des großen hufeisenförmigen Autosomenpaares und die des Heterochromosoms nebeneinander stelle.

Aus dieser Zusammenstellung, welche den Überblick erleichtert und die strenge Gesetzmäßigkeit der Prozesse hervortreten läßt, geht folgendes hervor:

Wir sehen (Textfig. B, II), daß, wenn die Autosomen in den jungen Spermatocyten die Form der dünnen Bügel darstellen, das Heterochromosom eine plumpe Hufeisenform zeigt. Zu dieser Zeit fangen die am Zellpol liegenden Centren an, eine anziehende Wirkung auf die freien Chromosomenenden auszuüben. Dies führt in den Autosomen zu einer sehr charakteristischen Polarisation der Bügel. In ganz ähnlicher Weise werden auch die beiden freien Enden des Monosoms an den Pol herangezogen.

Dies leitet (III) in den Autosomen zur parallelen Konjugation der homologen Bügel. Im Heterochromosom, das keinen Partner hat, führt es zu einem Prozeß, den ich »die Konflexion des Heterochromosoms« genannt habe, ein Prozeß, welcher in einer Aneinanderlegung der beiden jetzt in der Länge spitz ausgezogenen Enden des Autosoms besteht.

Was die parallele Konjugation bei *Locusta* anlangt, läßt sie sich klar und ganz überzeugend demonstrieren. Wie es aus Textfigur A hervorgeht, zeichnet sich nämlich ein Chromosomenpaar, das große hufeisenförmige Paar der Spermatogonienchromosomen, ganz besonders an Größe aus. Und wenn alle die übrigen Chromosomen ihre Konjugation vollbracht haben, finden wir in günstig getroffenen Zellen ein einziges Paar dünner Fäden, die noch zögern und erst im Konjugieren begriffen sind. Wie man leicht versteht, ist dies ein Arrangement, das alle Vorteile eines Experiments darbietet. — In einem Fall ist es mir gelungen, drei Nachbarzellen zu finden, die gleichzeitig das Verhalten demonstrieren. Wir haben über die ganze Scheitelpartie des werdenden Doppelbügels einen Überblick und sehen, wie sich die beiden Bügel auf jeder Seite zu Doppelbändern vereinigen. Der Konjugationsprozeß geht nämlich von den beiden Enden der konjugierenden Chromosomen aus.

Meine Beschreibung der von mir sogenannten Konflexion des

	Autosomen	Monosom		Autosomen	Monosom
I Metaphasenchromosomen der sek. Spermatogonien			VII Metaphase der 1 Reifungsteilung.		
II Stadium der dünnen Bügel			VIII Anaphase der 1 Reifungsteilung.		
III Parallele Konjugation			IX Interkinese		
IV Doppelbügelstadium			X Prophase der 2 Reifungsteilung		
V Spaltungsstadium			XI Metaphase der 2 Reifungsteilung		
VI Frühe Prophase der 1 Reifungsteilung.			XII Anaphase der 2 Reifungsteilung.		

Textfigur B.

Schema der Chromatinreifung bei *Locusta viridissima.* Die Entwicklung des V-förmigen und eines stäbchenförmigen Autosomenpaares samt derjenigen des Heterochromosoms.

I Spermatogonienchromosomen.

II—XII Spermatocytenchromosomen.

Heterochromosoms, die sich gleichzeitig in dieser Bildung abspielt, stützt sich auf ein eingehendes Studium und ist in meiner Arbeit durch eine fortlaufende Serie von Zeichnungen dokumentiert. Das Monosom erleidet eine Konsistenzveränderung. Die Scheitelpartie quillt nämlich auf und zeigt hellere, vacuolenartige Partien, während die beiden Enden immer dünner gegen die am Zellpol liegenden Centren ausgezogen werden. Die dünnen Schenkel nähern sich einander, um sich zuletzt zu vereinigen. Wir bekommen in dieser Weise zuletzt ein Monosomenbild, das schon oft in der Orthopterenliteratur wiedergegeben ist: Ein Monosom, das aus einem etwas abgeflachten linsenförmigen, deutlich vacuolisierten Körper besteht, der durch einen allmählich sich zuspitzenden Ausläufer mit dem Kernpol verbunden ist.

Durch ein vergleichendes Studium an Orthopterenmaterial, wie durch eine Betrachtung der angrenzenden Literatur, bin ich zu der Überzeugung gelangt, daß dieser Konflexionsprozeß jedenfalls bei Orthopteren und aller Wahrscheinlichkeit nach überall da, wo man ein charakteristisches Monosom vorfindet, von allgemeiner Gültigkeit ist.

Wir stellen also fest, daß sich in diesem Körper ein Prozeß abspielt, der im Prinzip in vieler Hinsicht der parallelen Konjugation ähnlich ist, nur selbstverständlich dadurch modifiziert, daß wir es hier mit einer unpaarigen Bildung zu tun haben und nicht mit einem Paar von homologen Bügeln.

Während des Doppelbügelstadiums (IV) verweilen die parallel konjugierten, homologen Autosomen recht lange miteinander dicht verbunden.

Dasselbe gilt für die beiden Schenkel des Monosoms.

Indem die Autosomen in dem nachfolgenden Spaltungsstadium wieder voneinander gesondert werden (V), werden auch die Schenkel des früheren plumpen Monosomenbügels wieder frei.

Zu derselben Zeit, wo (VI) die beiden Dyadenkomponenten, also die beiden wieder geschiedenen Konjuganten, jeder einen beginnenden Längsspalt zeigen, denselben, welcher in der zweiten Reifeteilung zur definitiven Teilung führt, entdecken wir auch in dem jetzt wieder kompakt gewordenen, plump hufeisenförmigen Monosom das erste Entstehen eines Längsspaltes, welcher in der zweiten Maturationsteilung auch das Monosom der Länge nach teilt.

Sowohl in den Autosomen wie im Monosom wird dieser Spalt während der starken Kontraktion in der späteren Prophase und in der Metaphase (VII) der ersten Reifeteilung einstweilen verdeckt.

In der ersten Reifeteilung scheiden die beiden früher konjugierten Autosomen definitiv voneinander (VIII). Das Monosom, das keinen Partner hat, geht in eine der Tochterzellen über.

In der Telophase der ersten Reifeteilung kommt sowohl in den Autosomen wie in dem Monosom der frühere Längsspalt wieder zum Vorschein. Er bricht durch, und die beiden Spalthälften bleiben nur an einer Stelle, da wo die Zugfaser sich inserierte, noch in Verbindung. Dies gilt sowohl von den Autosomen wie von dem Monosom, dessen charakteristisches Aussehen während der Interkinese (IX) hierdurch seine Erklärung findet.

Während der Interkinese bleiben nämlich die beiden in dieser Weise geteilten Tochterchromosomen fortwährend an dieser Stelle vereinigt. Sowohl die Autosomen wie das Monosom folgen diesem Gesetz.

In der zweiten Reifeteilung wird sowohl in den Autosomen wie im Monosom diese letzte Verbindung gebrochen (XI, XII).

Es geht also mit größter Klarheit hervor, daß das Heterochromosom der Spermatocyten ganz denselben Gesetzen unterworfen ist wie die Autosomen. Und werfen wir jetzt einen Blick auf sein Verhalten in den somatischen Zellen und in den Spermatogonien zurück, so scheint mir aus einer solchen Betrachtung der männlichen Zellen bei *Locusta* klar hervorzugehen, daß das Heterochromosom ein wahres Chromosom ist mit den essentiellen Charakterzügen eines Chromosoms. Alle Theorien über eine andere Natur des Monosoms stehen mit unseren Beobachtungen in Widerspruch.

Mit Nucleolen (Strasburger, 09) bietet es keine Ähnlichkeitspunkte, wenn wir von gewissen Konsistenzverhältnissen wegsehen, die in einzelnen Stadien bei flüchtiger Betrachtung eine solche Ähnlichkeit vortäuschen können.

Es zeigt ferner durchaus keine Zeichen einer Degeneration. Von Paulmiers (99) und Montgomerys Meinung, daß die Heterochromosomen »Chromosomes on the way to disappearence« sind (05, S. 198), muß ich deshalb Abstand nehmen.

Ebenso bringen uns diese Untersuchungen zu Resultaten, die denen von Goldschmidt, besonders von Buchner (09) verfochtenen, daß diese Bildungen von trophischer Natur sind, direkt entgegengesetzt sind [1]).

Die erwähnten Monosomenbilder in den Spermatocyten, welche Wassilieff (07) und später Buchner (09) zur Aufstellung der sonderbaren »Abströmungstheorie« geführt haben, finden durch meine Beobachtung des Konflexionsprozesses eine einfache Erklärung. Bei *Locusta* findet gar keine solche Abströmung statt, und die Spermatocytenmonosomen *Locustas* werden doch von Buchner selbst eben als Stützen seiner Theorie angesehen (09, S. 355).

---

[1]) Buchner hat, wie ich höre, inzwischen diese Auffassung selbst aufgegeben.

Wie verhält es sich jetzt mit den Chromatinbildern der weiblichen Zellen bei *Locusta viridissima?*

Um diese Frage zu beantworten, habe ich einige junge Ovarien untersucht. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß die weiblichen Zellen, sowohl die somatischen (Eiröhrenzellen) wie die Ovogonien, bei *Locusta* ein großes hufeisenförmiges Chromosom mehr als die männlichen enthalten, alles in allem also vier solche (in den männlichen Zellen drei). Die Chromosomenzahl in den weiblichen Zellen ist 30, und die übrigen Chromosomen zeigen ganz dieselben Form- und Größenverhältnisse wie die der männlichen Zellen. Die Chromosomenformel ist hier also der Größe nach: $2+8+4+14$ samt den beiden restierenden hufeisenförmigen Chromosomen, welche offenkundig die beiden weiblichen Heterochromosomen repräsentieren.

Selbstverständlich wäre es jetzt von größtem Interesse zu untersuchen, wie diese beiden äußerst charakteristischen Heterochromosomen sich in den Ovocyten verhielten. Das von mir fixierte Material war aber nicht zu einer solchen Untersuchung hinreichend. Unterdessen bekam ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. A. BRACHET, in dessen Laboratorium ich damals arbeitete, Gelegenheit, einige Präparate von Locustaovarien aus seiner Sammlung zu studieren. — Ich bitte auch hier nochmals Herrn Prof. BRACHET, meinen herzlichsten und hochachtungsvollen Dank entgegenzunehmen.

Die Resultate dieser Untersuchung hatten einen vorläufigen Charakter, und ich teilte sie nur unter jedem Vorbehalt mit.

Die Stadien, welche mich besonders interessierten, waren das Stadium der parallelen Konjugation und das Doppelbügelstadium der Ovocyten.

Wie verhielten sich die beiden Heterochromosomen auf dieser Entwicklungsstufe der Geschlechtszellen, wo das Monosom der männlichen Zellen ganz besonders ins Auge fallend ist?

Hier begegnete mir dann der interessante Umstand, daß keines der beiden Heterochromosomen zu dieser Zeit zu sehen ist, und doch bieten die Ovocyten Bukettstadienbilder, die sonst denen der Spermatogonien ganz ähnlich sind.

Ich schließe in meiner Locustaarbeit die Beschreibung dieser Befunde mit folgenden Worten ab: »Wenn diese Beobachtung richtig ist, ist nur eine Deutung möglich, die nämlich, daß die weiblichen Heterochromosomen dieselben Veränderungen wie die Autosomen erleiden, daß sie wie diese miteinander parallel konjugieren und einen Doppelbügel bilden, der nicht von den andern sich unterscheiden läßt.

Diese Beobachtung gibt auch — in Verbindung mit dem Verhalten der Heterochromosomen in den Ovogonien und in den weiblichen soma-

tischen Zellen, wo sie sich immer durchaus so wie die Autosomen verhalten — den letzten und endgültigen Beweis dafür, daß die Heterochromosomen wahre Chromosomen sind, und daß die Formeneigentümlichkeiten, welche das Monosom in der Spermatogenese darbietet, davon abzuleiten sind, daß es ohne Partner die Prozesse durchgehen muß, die zur Reduktion der Autosomenzahl führen.«

Weiter als zu dieser mehr vermutungsweise ausgesprochenen Meinung berechtigte ein Studium der Locustapräparate nicht. Glücklicherweise ist es mir aber im letzten Sommer, während eines Aufenthaltes an der biologischen Station in Dröbak gelungen, in den jungen Ovarien einer kleinen Locustide: *Leptophyes punctatissima* ein Material zu finden, das für die Lösung der Frage als ein geradezu ideales angesehen werden darf. Ich gebe in der folgenden Mitteilung die Resultate einer Untersuchung der Geschlechtszellen dieser Species.

II. Untersuchungen bei Leptophyes punctatissima.

1) Technik.

Die Tiere, welche in Dröbak recht häufig sind, wurden — und dies hat sich für die Entscheidung unserer Frage als durchaus notwendig gezeigt — im Monate Juli, d. h. wenn sie sich noch in jungen Larvenstadien befinden, gesammelt. Die Testikeln ließen sich relativ leicht herauspräparieren, während die Ovarien in situ fixiert werden mußten. Zu diesem Zweck wurde der Abdomen der Länge nach geöffnet und in toto fixiert, nachdem der Digestionstractus mit einer Pincette entfernt worden war.

Von Fixierungsflüssigkeiten wurde nur die Hermannsche Platinchlorid-Osmiummischung angewandt, welche sich nach ausgedehnten Versuchen für das Locustidenmaterial als souverän gezeigt hat.

Die Serien haben zum größten Teil eine Dicke der Einzelschnitte von 5 μ. Da die weiblichen Geschlechtszellen recht groß sind, hat es sich aber auch notwendig gezeigt, über Serien von einer Schnittdicke von 7,5 μ zu verfügen.

Sämtliche Präparate wurden nach dem Heidenhainschen Eisen-Hämatoxylinverfahren gefärbt. Für das Studium der Heterochromosomen ist es notwendig, relativ stark abzudifferenzieren.

2) Chromosomenzahl und Formenverhältnisse der Chromosomen bei *Leptophyes punctatissima*.

Wie es aus den Zeichnungen Fig. 14 und 15, Taf. VIII hervorgeht, bieten die Äquatorialplatten der Spermatogonienmitosen ein äußerst charakteristisches Chromosomenbild.

Erstens stellen wir leicht bei *Leptophyes* in den Spermatogonien die Chromosomenzahl 31 fest. Die einzelnen Chromosomen liegen schön isoliert, und das Zählen ist mit keinerlei Schwierigkeiten verbunden. Die jungen Larvenhoden bieten auch so zahlreiche Metaphasenbilder, daß hinreichende Kontrollzählungen leicht gemacht werden können.

Ferner zeigt uns eine Betrachtung der Äquatorialplatten das im Insektenmaterial so wohlbekannte Phänomen, daß die größeren Chromosomen eine ausgesprochene Neigung haben, sich an der Peripherie der Äquatorialplatte anzuordnen.

Was die Form und Größe der einzelnen Chromosomenindividuen anlangt, frappiert uns sofort selbst bei flüchtigster Betrachtung ein einzelnes sehr großes hakenförmiges Chromosom, das sich in sehr charakteristischer Weise von allen übrigen abhebt. Eine Untersuchung der folgenden Entwicklungsphasen macht uns darüber sofort klar, daß dies große unpaarige Chromosom das Heterochromosom der männlichen Geschlechtszellen bei *Leptophyes* ist. Es macht in der Spermatogenese genau dieselben Veränderungen wie das Heterochromosom *Locustas* durch, verhält sich also wie ein typisches Monosom.

Die übrigen Chromosomenindividuen sind im Verhältnis zu diesem Giganten klein. Bei genauerem Studium geht es hervor, daß unter ihnen 12, welche die Form kurzer Stäbchen zeigen, etwas größer sind als die restierenden 18, welche — von rundlicher Form —, was Größe anlangt, einen stufenweisen Übergang zu den kleinsten runden Chromatinindividuen darbieten.

Eine eingehendere Analyse der Größenverhältnisse und Paarigkeit der Autosomen liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit.

Was uns aber interessieren muß, ist eine vergleichende Untersuchung der Metaphasenbilder männlicher somatischer Zellen. Aus einer solchen geht hervor, daß die Chromosomen hier, obwohl nicht so regelmäßig wie die Spermatogonienchromosomen in der Äquatorialplatte eingestellt, genau dieselben Formen- und Größenverhältnisse wiederholen. Eine Betrachtung der Fig. 19 Taf. VIII, welche die Äquatorialplatte einer Epithelzellenmitose aus dem Darmtractus wiedergibt, demonstriert besonders klar das große hakenförmige Heterochromosom. Sie ist deshalb für das Zeichnen gewählt. Vergleichende Zählungen der Chromosomen in den zahlreichen Mitosen somatischer Zellen stellen auch für diese die Chromosomenzahl 31 fest.

Als ich mich mit diesem äußerst charakteristischen Chromosomenbild der männlichen Zellen bei *Leptophyes* bekannt gemacht hatte, war ich selbstverständlich sehr neugierig zu sehen, wie sich die Chromosomen der weiblichen Zellen bei dieser Spezies verhielten.

Nach bekannten Beobachtungen in der Literatur und nach meinen eigenen Locustaerfahrungen wäre es zu erwarten, daß die weiblichen Zellen das Chromosomenbild der männlichen wiederholen würden, nur mit der Ausnahme, daß man in ihnen anstatt eines großen hakenförmigen Heterochromosoms zwei solche erwarten mußte.

So war es auch der Fall.

In Fig. 3 und 4, Taf. VIII habe ich zwei Ovogonienäquatorialplatten wiedergegeben; besonders Fig. 3 bietet ein außerordentlich schönes und klares Bild dar. Wenn man diese Bilder mit den Fig. 14 und 15 vergleicht. kann man sich wohl kaum eine bessere Darstellung des Unterschiedes zwischen weiblichen und männlichen Zellen denken:

Wir begegnen in den Ovogonien alles in allem 32 Chromosomen. Anstatt des einen hakenförmigen Heterochromosoms der männlichen Zellen finden wir hier zwei von durchaus derselben Form und Größe.

Die Autosomen zeigen übrigens, was Form und Größe anlangt, dasselbe Verhalten wie die der männlichen Zellen, indem sie sich in zwölf stäbchenförmige und 18 kleinere rundliche zwanglos einreihen lassen.

Gehen wir zu einer Untersuchung der zahlreichen Mitosenbilder der weiblichen somatischen Zellen in der Eiröhrenwand über, so begegnen wir genau denselben Verhältnissen. In Fig. 11, Taf. VIII habe ich eine solche Eiröhrenzelle abgebildet. Besonders schön treten die beiden hakenförmigen Heterochromosomen hervor, und auch die Autosomen zeigen untereinander dieselben Größen- und Formenverhältnisse, die wir jetzt von den Ovogonien und den männlichen Zellen kennen. Nur sind die Chromosomen sowohl in den weiblichen wie in den männlichen somatischen Zellen etwas kleiner als die der Geschlechtszellen.

Indem ich hier die Beschreibung der somatischen Zellen abschließe, um nicht mehr auf sie zurückzukommen, füge ich folgendes hinzu: In den somatischen Zellen, männlichen wie weiblichen, verhalten sich die Heterochromosomen durchaus so wie die Autosomen. In den Ruhekernen lösen sie sich im Kernnetz auf, so daß sie nicht wahrgenommen werden können; in den Mitosen teilen sie sich der Länge nach ganz und gar wie die Autosomen. Überhaupt hätte man nicht ihren Heterochromosomencharakter erkennen können, wenn nicht das Studium der Spermatogenese ihn klarlegte.

3) Bemerkungen über das Verhalten der Spermatogonien.

Ehe ich zu einer näheren Untersuchung der weiblichen Geschlechtszellen bei *Leptophyes* übergehe, ist es der Vergleichung wegen notwendig,

mit einigen Worten die Chromatinbilder, die wir in den männlichen Geschlechtszellen vorfinden, zu erwähnen.

Von diesen ist zu sagen, daß sie durchaus der Entwicklung, die ich bei *Locusta* ausführlich beschrieben habe, folgen, und ein Studium im Leptophyesmaterial gibt meinen Beobachtungen bei *Locusta* die schönste Bestätigung.

Was erstens die Spermatogonien anlangt, stelle ich fest, daß die Entwicklung, welche diese von den ruhenden Urspermatogonien am blinden Ende der Follikelschläuche ausgehend, durchmachen, hier wie bei *Locusta* eine Sonderung in sog. primären und sekundären Spermatogonien fordert, und zwar eine Sonderung, welche sich nicht auf Charaktere wie Größenunterschied, Cystenanordnung usw. gründet, sondern auf rein morphologische, klar ins Auge tretende Verschiedenheiten im Verhalten des Chromatins.

In meiner Locustaarbeit ist dies eingehend ausgeführt und diskutiert. Hier sei nur folgendes rekapituliert:

Die Periode der primären Spermatogonien konnte mit gewissem Recht das Stadium der Ruhekerne genannt werden. Zwischen den Kernteilungen zeigen nämlich die Kerne eine ausgesprochene Tendenz dazu, in einem Stadium der Ruhe oder jedenfalls in einem »semi-resting stage« kürzere oder längere Zeit zu verweilen.

Ferner zeigen die Einzelchromosomen besonders während der Prophasen eine ausgesprochene Neigung dazu, in helleren Zonen im Protoplasma, eine Art von Einzelvacuolen, zu liegen, Fig. 12, 13, Taf. VIII.

Dies gilt besonders ausgesprochen von dem Monosom, was uns interessieren muß, indem diese Bildung in den primären Spermatogonien zum ersten Male sich hierdurch von den Autosomen klar sondert.

Hierzu kommt noch, daß es auch in den Ruhestadien dieser Zellen sich durch ein specielles Verhalten auszeichnet. Während die Autosomen sich in den Ruhekernen so stark auflockern, daß sie nicht länger, oder jedenfalls nur schwer, noch als Einzelkomponenten erkannt werden können, gilt dies nicht von dem Monosom. Zwar lockert es sich auf, aber nicht in demselben Grad. Und in den Ruhekernen der primären Spermatogonien können wir deshalb stets eine einzige unbestimmt hakenförmige Chromosomenpartie an der Peripherie des Kernes erkennen — das Heterochromosom, welches hier bereits die später so ausgesprochene Tendenz zeigt, seinen eigenen Weg zu gehen.

Diese weniger ausgesprochene Auflockerung des Monosoms gibt ihm auch in den Prophasen der Teilungen einen Vorsprung, und zwar in der Weise, daß der Abglättungsprozeß im Monosom viel früher als in den Autosomen anfängt.

Das Verhalten des Monosoms in den primären Spermatogonien habe ich durch zwei Zeichnungen, Fig. 12 und 13, Taf. VIII, illustriert, um sie später mit den Ovcgonienbildern vergleichen zu können. In Fig. 12, eine frühere Prophase, sieht man rechts das in seiner besonderen Vesikel liegende, dominierende Monosom, in Fig. 13 eine späte Prophase, welche dasselbe Verhalten zeigt. Nur ist hier der Abglättungsprozeß im Heterochromosom schon weit fortgeschritten, während die Autosomen noch ihr charakteristisch haariges, raupenähnliches Prophasenaussehen darbieten.

Gehen wir jetzt zu einer Beschreibung der nächsten Entwicklungsperiode, der Periode der sekundären Spermatogonien über, so ist diese dadurch gekennzeichnet, daß hier die Teilungen rasch aufeinander folgen. Teilung folgt auf Teilung, es ist keine Zeit zur Ruhe zwischen den einzelnen, und die Telephasen der einen Generation leiten ununterbrochen in die Prophasenbilder der nächsten über. Und dies Verhalten spiegelt sich in frappanter Weise in den Chromosomenbildern, denen wir begegnen, ab.

Diesen sehr interessanten Bildern der sekundären Spermatogonien habe ich in meiner Locustaarbeit ein eingehendes Studium gewidmet. Ich werde die Beschreibung hier nicht wiederholen, um so weniger als wir bei *Leptophyes* genau dieselben Verhältnisse vorfinden.

Nur sei gesagt, daß das Monosom zwischen den Teilungen auch hier in seiner besonderen Vesikel liegt, in welcher es eine kompaktere Konsistenz als in den primären Spermatogonien und als die der Autosomen bewahrt (Fig. 16, Taf. VIII).

In den Prophasenzellen der sek. Spermatogonien spinnen sich aber sowohl aus den Autosomen wie aus dem Monosom schöne zierlich gewundene, glatte Chromosomenspiralen aus, welche sich in der späteren Entwicklung allmählich verdicken und ausrichten, um zuletzt in die stark kontrahierten Metaphasenformen überzugehen. Von den letzten habe ich in Fig. 14 und 15, Taf. VIII zwei wiedergegeben.

Die sonst so aktuelle Frage von der Spiralenstruktur der Chromosomen hat für die vorliegende Untersuchung weniger Interesse. Ich beschränke mich deshalb darauf, die wichtigsten diesbezüglichen Resultate, wozu meine Locustaarbeit geführt hat, hier zu nennen. Dort findet man auch eine ausführliche Diskussion der Literatur und der eigenen Befunde, welche zu der Aufstellung folgender Sätze leitet:

1) Meine Beobachtungen — auch mit Hilfe der von Vejdovsky empfohlenen Färbemethoden — berechtigen gar nicht zu der Auffassung, daß ein Aufbau der Chromosomen aus zwei Bestandteilen, einer achroma-

tischen centralen Linienachse, um welche sich ein äußerer, chromatischer Spiralfaden windet, ein genereller Chromosomencharakter ist.

2) Klare und unzweideutige Spiralenstrukturen finde ich in meinem Material nur in den Prophasen der sek. Spermatogonien, d. h. in Zellen, welche außerordentlich schnell mehrere Teilungen durchmachen.

3) Der erwähnten Spiralenstruktur lege ich nach meinen Untersuchungen nur einen rein morphologischen Wert bei. Und ich kann mich, auch nach einer Betrachtung der Literatur, nicht von dem Eindruck frei machen, daß die Spiralenanordnung des Chromatins von der Schnelligkeit des Teilungsvorganges abhängig ist.

4) Diese meine Schlußfolgerungen scheinen mir um so mehr von Bedeutung zu sein, als ich mit einem Material gearbeitet habe, in welchem die Spiralenstruktur, besonders die des Heterochromosoms, auf einer Entwicklungsstufe schöner als in irgend einer anderen mir bekannten Chromosomenarbeit hervortritt.

Als Resultat dieser Betrachtung der Spermatogonien geht also hervor, daß das Monosom im ganzen dieselben charakteristischen Veränderungen durchgeht wie die Autosomen, nur mit interessanten Modifikationen, die uns zu jeder Zeit erlauben, das Monosom von den letzteren zu unterscheiden. Hinsichtlich des genaueren Nachweises muß auf die Locustaarbeit verwiesen werden. Dort ist auf eine lückenlose und erschöpfende Beschreibung der Spermatogonien, die bis jetzt in der Literatur so stiefmütterlich behandelt worden sind, ein besonderes Gewicht gelegt. Dies gilt sowohl für die Beschreibung wie für das Bildermaterial.

4) Die Ovogonien bei *Leptophyes punctatissima.*

Die Untersuchung der Spermatogonien hat uns gezeigt, daß das Monosom schon in dieser Periode gewissermaßen seinen eigenen Weg einzuschlagen anfängt, und daß es sich durch speciell morphologische Verhältnisse von den Autosomen abhebt.

Wie steht es jetzt mit den beiden weiblichen Heterochromosomen in den Ovogonien?

Ehe ich zu einer Beschreibung dieser Zellen übergehe, ist zu sagen, daß das Ovarium bei *Leptophyes* denselben Aufbau zeigt, welchen wir in mehreren Arbeiten als den für die Orthopterenovarien typischen kennen gelernt haben. (Vgl. Korschelt u. Heider, 1902, S. 357, Fig. 213.)

Das Ovarium ist also von mehreren Ovarialsträngen aufgebaut. In dem blinden Anfangsteil dieser Stränge liegen die Vorstadien und die völlig entwickelten Stadien der Ovogonien; mehr distal begegnen wir den Ovocyten. Vom Niveau der leptotänen Kerne an werden die Stränge in

Röhren verwandelt, indem die Geschlechtszellen nach außen von einer Schicht sog. »Eiröhrenzellen« umhüllt werden. Bilder ähnlich aufgebauter Ovarien findet man öfters in der Literatur; beispielsweise sei hier nur VEJDOVSKYS Abbildung 8, S. 93 (11—12) erwähnt.

Was lehrt uns jetzt eine Betrachtung der Ovogonien?

Ich gebe in Fig. 1, Taf. VIII einen Transversalschnitt durch den Anfangsteil eines Ovarialstranges. Drei Ruhekerne der Ovogonien sind getroffen. Ihr Aussehen geht aus der Zeichnung hervor. Wie man sieht, bieten sie keine besondere Eigentümlichkeiten.

Etwas mehr distal in den Strängen gehen diese Ovogonien in Teilungen ein, und wir begegnen hier den charakteristischen Metaphasenbildern der Ovogonien, die ich in Fig. 3 und 4, Tafel VIII wiedergegeben habe, und welche schon früher in dieser Mitteilung erwähnt worden sind.

Von solchen Teilungen passieren die Ovogonien wahrscheinlich eine einzelne, jedenfalls nur eine ganz kleine Anzahl, ehe sie in Ovocyten verwandelt werden. Was uns aber besonders interessieren muß, ist der Umstand, daß wir in den Ovogonien durchaus keine der morphologischen Züge vorfinden, welche ich für die Spermatogonien beschrieben habe, und welche die Teilungsbilder der letzteren in sehr charakteristischer Weise von denen der somatischen Zellen abheben.

Die Teilungsbilder der Ovogonien sind denen der typischen mitotischen Teilung ganz und gar analog. Ich gebe, um dies Verhalten klarzulegen, in Fig. 2, Taf. VIII ein Prophasenbild einer Ovogonienmitose, in Fig. 5 ein Telophasenbild einer solchen.

Die beiden weiblichen Heterochromosomen, welche in den Metaphasen dank ihrer Form so frappant hervortreten, unterscheiden sich übrigens während der Ovogonienteilungen in keiner Weise von den Autosomen. Von einer isolierten Lage in besonderen Vesikeln, von einer weniger ausgesprochenen Auflockerung während der Telophasen, Züge, welche für das Spermatogonienmonosom so charakteristisch waren, ist keine Spur zu sehen! Der Unterschied tritt bei einer Vergleichung der Fig. 2 und 5, Taf. VIII, mit den Fig. 12, 13 und 16 klar hervor.

Die Übereinstimmung zwischen dem Verhalten der Autosomen und demjenigen der beiden weiblichen Heterochromosomen ist also in den Ovogonien so absolut, daß, wenn nicht die Form derselben eine Homologie mit dem typischen Monosom der Spermatogonien so klar verkünden würde, überhaupt kein Grund vorläge, für diese beiden weiblichen Chromosomen den Heterochromosomennamen zu reservieren.

5) Bemerkungen über das Verhalten der Spermatocyten.

Über die Bildung der dünnen Bügel bei *Leptophyes punctatissima* will ich hier nicht sprechen. In meiner schon oft erwähnten Locusta-arbeit habe ich die Frage beleuchtet. Von *Leptophyes* ist in dieser Hinsicht nur zu sagen, daß man in diesem Material genau dieselbe Entwicklung vorfindet, wie in den jungen Spermatocyten *Locustas*.

Ich bringe nur in Erinnerung, wie das Monosom, während jetzt die dünnen Bügel gebildet werden, als eine etwas vakuolisierte, tief gefärbte Bildung nahe an der Kernmembran liegen bleibt, welche später eine unregelmäßige Hufeisenform annimmt, um die Veränderungen durchzumachen, die ich in der Einleitung dieser Mitteilung beschrieben habe.

Das Kompaktbleiben des Heterochromosoms und seine starke Tendenz dazu, die Farbe besonders begierig aufzunehmen während dieser und der folgenden Periode, macht das Monosom bei *Leptophyes*, wie in allem beschriebenen Orthopterenmaterial, in den jungen Spermatocyten mehr auffallend und demonstrierbar als in irgend einer anderen Periode. In allen Zellen dominiert diese sonderbar geformte, tief gefärbte Bildung im mikroskopischen Bild auf Kosten der fadenförmigen Autosomen.

Um dies wohlbekannte Verhalten zu veranschaulichen, habe ich in Fig. 17, Taf. VIII einige Spermatocyten von *Leptophyes* abgebildet. (Der abgebildete Teil des Follikelschlauches ist hier mit etwas schwächerer Vergrößerung wiedergegeben; siehe Tafelerklärung.) Unten sieht man drei Spermatocyten im Stadium der soeben gebildeten dünnen Bügel, d. h. im leptotänen, oben drei andere solche im Doppelbügelstadium, pachytänen Stadium. Außerdem habe ich in Fig. 18, Taf. VIII eine Doppelbügelzelle bei gewöhnlicher Vergrößerung gezeichnet.

Aus allen diesen geht hervor, wie schlagend zu dieser Zeit das Monosom ins Auge tritt. Und dies ist es, was uns für die folgende Betrachtung der Ovocyten interessiert.

Übrigens füge ich nur hinzu, daß das Monosom in der 1. Reifungsteilung in der gewöhnlichen Weise ungeteilt in eine der Tochterzellen übergeht. In der 2. Reifungsteilung wird es der Länge nach geteilt. Die 1. Reifeteilung ist bei *Leptophyes* wie bei *Locusta* von reduktionellem Charakter, und wir begegnen somit bei *Leptophyes* zwei Spermatozoenkategorien mit bzw. 15 und 16 Chromosomen.

6) Die Heterochromosomen in den jungen Ovocyten bei *Leptophyes punctatissima.*

Die Bildung der dünnen Bügel verläuft in den Ovocyten bei *Leptophyes* genau so wie in den jungen Spermatocyten, d. h. wie für *Locusta*

viridissima beschrieben. Suchen wir aber hier nach Elementen, welche diese Veränderungen nicht erleiden und welche sich wie das Monosom der Spermatocyten verhalten, so geschieht dies vergebens.

Alle Telophasenchromosomen der letzten Ovogonienteilung werden in dünne Fäden verwandelt: die beiden Heterochromosomen, deren Existenz wir aus den Metaphasenbildern der Ovogonien kennen, verhalten sich hier offenbar durchaus so wie die Autosomen.

Dies ist sehr interessant. Zu einer Zeit wo in den männlichen Zellen das Monosom klarer als je morphologisch seinen Heterochromosomencharakter kundgibt. läßt sich in den weiblichen Zellen kein Unterschied zwischen den beiden Heterochromosomen und die Autosomen nachweisen. Kein Chromosom bleibt kompakt, kein Chromosom nimmt begieriger als die übrigen die Farbe auf. alle werden sie in die typischen dünnen Fäden verwandelt. Eine solche Zelle im Stadium der dünnen Bügel ist in Fig. 6, Taf. VIII. unten rechts getroffen.

Gehen wir endlich zu einer Untersuchung der Ovocyten in der folgenden Entwicklungsphase, im Stadium der fertig gebildeten Doppelbügel: Dies Stadium bietet die übersichtlichsten Zellbilder, die distinkten Doppelbügel sind deutlich polarisiert. und für eine Untersuchung auf unsere Frage hin sind sie deshalb besonders geeignet.

In Fig. 7. Taf. VIII, habe ich eine solche Zelle gezeichnet, und ich fordere zu einer Vergleichung mit der in Fig. 18 abgebildeten Spermatocyte auf demselben Stadium auf. In Fig. 6 habe ich den ganzen Transversalschnitt eines Ovarialstranges (bei derselben, etwas schwächeren Vergrößerung. die in Fig. 17 angewandt ist) wiedergegeben. Dieser Schnitt hat eine Dicke von 7,5 μ und in keiner der getroffenen Zellen ist irgend ein heterochromosomenähnliches Element zu sehen. Der Unterschied zwischen den Ovocyten und den Spermatocyten in dieser Hinsicht tritt bei einer gleichzeitigen Betrachtung der Fig. 6 und Fig. 17 klar und überzeugend hervor.

In Fig. 10a und b, Tafel VIII, habe ich endlich den ganzen Inhalt einer Ovocyte im Doppelbügelstadium aus zwei Nachbarschnitten gezeichnet, um zu zeigen, daß das Fehlen der Heterochromosomenbilder nicht ein Zufall ist, etwa davon abzuleiten, daß in den übrigen abgebildeten Zellen diese Bildungen vom Schnitt nicht getroffen sind.

Da man nun ferner im Leptophyesmaterial mit Sicherheit nachweisen kann, daß die Doppelbügel durch eine parallele Konjugation je zweier dünnen Bügel gebildet werden, ganz wie in den Spermatocyten *Locustas*, gibt es unter diesen Verhältnissen nur einen logischen Schluß, den nämlich,

daß auch die beiden von den Ovogonienheterochromosomen gebildeten dünnen Bügel miteinander parallel konjugieren.

Die Bilder der parallelen Konjugation, denen wir in den Ovocyten bei *Leptophyes* begegnen, sind den bei *Locusta* ausführlich beschriebenen ganz ähnlich. Ich gebe hier in Fig. 8 und 9, Taf. VIII zwei solche aus zwei Ovocyten von *Leptophyes*.

Daß speciell die Heterochromosomen auch parallel konjugieren, läßt sich natürlich nicht direkt mikroskopisch nachweisen aus dem einfachen Grunde, weil sie hier den Autosomen ganz und gar ähnlich sind, so ähnlich, daß man sie von jenen überhaupt nicht zu unterscheiden vermag.

Alle Telophasenchromosomen der letzten Ovogonienteilung — auch die beiden charakteristischen Heterochromosomen — werden aber in dünne Bügel verwandelt, und alle diese dünnen Bügel gehen eine paarweise parallele Konjugation ein, selbstverständlich also auch die beiden Heterochromosomen, welche sich unter ihnen befinden.

Daß auch die Bilder Fig. 8 und 9 Konjugationsbilder sind, habe ich bei *Locusta* ausführlich bewiesen; eine etwaige Verwechslung mit späteren Spaltungsbildern — wie bekannt der häufigste Einwand, dem man in der Literatur begegnet — ist in unserem Leptophyesmaterial schlechterdings ausgeschlossen aus dem einfachen Grund, weil hier die streng gesetzmäßige Anordnung der Geschlechtszellen innerhalb des Ovarialstranges eine korrekte Seriierung der Zellenbilder garantiert.

Ich schließe hier die Beschreibung der gemachten Beobachtungen ab. Das Ziel war, das Verhalten der beiden in den weiblichen Zellen bei *Leptophyes* durch seine äußerst charakteristische Form sehr leicht kontrollierbaren Heterochromosomen in einem Entwicklungsstadium der Geschlechtszellen zu untersuchen, in welchem das Monosom der männlichen Geschlechtszellen desselben Tieres ganz besonders ins Auge fallend ist. In meinem Material, das, wie erwähnt, ein Material ganz junger Larvenovarien ist, verfüge ich nicht über Reifeteilungsbilder.

Daß aber die beiden weiblichen Heterochromosomen tatsächlich auch die Reifeteilungen passieren und in ihnen in derselben Weise wie die Autosomen geteilt werden, geht daraus hervor, daß ich in den weiblichen diploiden Zellen — somatischen wie Geschlechtszellen — ihr Vorhandensein konstatiert habe. Dies Faktum läßt sich ja nur auf eine einzige Weise erklären, nämlich nach den bekannten Wilsonschen Gleichungen, indem wir die bei *Leptophyes* gefundenen Chromosomenzahlen (cfr. S. 165) einsetzen:

Spermie		Ei			
15	+	16	=	31	(Die männliche Chromosomenzahl.)
16	+	16	=	32	(Die weibliche Chromosomenzahl.)

Die einzige übrige logisch denkbare Möglichkeit, um die von mir beschriebenen Ovocytenbeobachtungen zu erklären, wäre die, daß die beiden Heterochromosomen der Ovogonien während der Ovogenese durch Degeneration zugrunde gingen. Aber eine solche Möglichkeit fordert auch, daß sie während der frühesten Embryonalstadien neugebildet werden, sonst wäre selbstverständlich ihr Auftreten in den diploiden Kernen der Larven nicht möglich. Daß diese konstruierte logische Erklärung auszuschließen ist, wird wohl jedermann gestehen, um so mehr, als wir bei einer Betrachtung der mikroskopischen Bilder durchaus keinen Anhaltspunkt für eine solche Deutung nachweisen können.

III. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen.

Überblicken wir jetzt die Beobachtungen, welche wir in den Geschlechtszellen bei *Leptophyes punctatissima* gemacht haben, sind deren wichtigste Resultate:

Die Chromosomenzahl der männlichen diploiden Zellen ist bei *Leptophyes* 31. Unter ihnen zeichnet sich das unpaarige Heterochromosom durch seine dominierende Größe wie durch seine charakteristische Hakenform besonders aus. Von den 30 Autosomen zeigen 12 die Form kurzer Stäbchen, während die 18 kleinsten rundlich sind.

Die Chromosomenzahl der weiblichen diploiden Zellen ist 32. Unter ihnen begegnen uns zwei weibliche Heterochromosomen, welche genau das Aussehen des männlichen Heterochromosoms zeigen, während die 30 Autosomen die Formen- und Größenverhältnisse der männlichen wiederholen — 12 etwas größere, stäbchenförmige, 18 ganz kleine rundliche.

In meiner Locustaarbeit habe ich, wie in der Einleitung summarisch erwähnt, die Meinung ausführlich begründet, daß das Monosom der männlichen Zellen ein wahres Chromosom ist. Die vergleichende Untersuchung im Leptophyesmaterial zeigt, daß sich hier das Monosom ganz wie das Locustamonosom verhält, und unsere Deutung bei *Locusta* hat hierdurch eine weitere Stütze bekommen.

Diese Auffassung über den Chromosomencharakter der Heterochromosomen findet aber durch eine Betrachtung der beiden weiblichen Heterochromosomen bei *Leptophyes* ihre endgültige Bestätigung. Von diesen ist nämlich folgendes zu sagen:

Die beiden weiblichen Heterochromosomen verhalten sich in den somatischen Zellen wie in den Ovogonien — in den Ruhekernen wie während der Teilungen — durchaus so wie die Autosomen. Sie können nur von den letzteren in den Äquatorialplatten durch ihre besondere Form und Größe unterschieden werden.

In den jungen Ovocyten machen sie ferner genau dieselbe Entwicklung wie die Autosomen durch. Sie werden wie diese in dünne Fäden verwandelt, und sie geben durch parallele Konjugation zur Bildung eines Doppelbügels Anlaß, der während des Doppelbügelstadiums sich in keiner Weise von den übrigen Doppelbügeln sondern läßt.

Die beiden weiblichen Heterochromosomen sind deshalb wahre Chromosomen, zu jeder Zeit und in jeder Hinsicht den Autosomen ganz und gar ähnlich.

Sehen wir jetzt diese sämtlichen Beobachtungen im Zusammenhang, so scheinen sie mir endgültig zu beweisen, daß die Heterochromosomen — sowohl die männlichen wie die weiblichen — wahre Chromosomen sind, und daß die Formeneigentümlichkeiten, welche das Monosom in der Spermatogenese darbietet, davon abzuleiten sind, daß es ohne Partner die Prozesse durchgehen muß, die zur Reduktion der Chromosomenzahl führen.

Der Name Heterochromosom ist deshalb — wie alle die anderen Synonyme, mit welchen man diese Bildungen bezeichnet hat — da wo man mit typischen Monosomen zu tun hat, eigentlich überflüssig. Der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen diploiden Kernen besteht einfach darin, daß die männlichen ein Chromosom weniger als die weiblichen enthalten, indem nur in ihnen die beiden homologen Chromosomenreihen komplett sind. — Daß man aus rein praktischen Gründen eine Sonderbezeichnung für das eine unpaarige Chromosom der männlichen Zellen beibehalten muß, liegt auf der Hand.

Wie stehen jetzt diese Resultate, wenn wir sie im Licht der übrigen Heterochromosomenliteratur sehen?

Von dieser gilt bekanntlich, daß sich die Ansichten über das Wesen der Heterochromosomen mit der steigenden Anzahl der Arbeiten schnell vermehrt haben. Was das Verhalten des männlichen Monosoms anlangt, habe ich die zahlreichen hierher gehörigen Literaturangaben in meiner Locustaarbeit eingehend diskutiert. Die Resultate, zu denen eine solche Diskussion geführt hat, sind auch in der Einleitung dieser Mitteilung kürzlich erwähnt.

Viel spärlicher an Zahl sind die Arbeiten, welche sich wie die vorliegende mit einer Untersuchung der weiblichen Heterochromosomen während der Ovogenese — das Ziel dieser Mitteilung — beschäftigen.

Wenn wir von der Orthopterenliteratur unseren Ausgangspunkt nehmen, ist hier erstens Buchners Arbeit (09) zu nennen. In dieser sagt der Verf. (S. 336): »Um so angenehmer war ich überrascht in der Ovo-

genese von *Gryllus campestris* einen Körper zu finden, der einem accessorischen Chromosom analog ist«. Der Verf. beschreibt in den Ovocyten dieses Tieres einen Körper, den er nach einer gewissen morphologischen Ähnlichkeit desselben mit dem Monosom der männlichen Zellen als eine analoge Bildung deutet. Er hat nicht das Verhalten des betreffenden Elements in den Äquatorialplatten untersucht, »da die Äquatorialplatten, die ich fand, nie eine Zählung gestatteten, sondern oft völlig verklumpt waren« (S. 420).

Schon dieser Umstand ist geeignet, das Vertrauen zu seiner Deutung zu schwächen. Wenn es ferner bei BUCHNER heißt, daß der Körper bei der Auflösung des Bucketts in Granulationen zerfällt, ist der kritische Leser schon längst über den Heterochromosomencharakter der beschriebenen Bildung in ernsten Zweifel geraten, und es muß nach einer Betrachtung seiner ganzen Beschreibung in höchstem Maße erstaunen, daß der Verf. aus seinen Beobachtungen es wagt so weitgehende Schlüsse wie die folgenden zu ziehen: »Von den Ergebnissen, die wir in der Ovogenese bei *Gryllus* gewonnen haben, glaube ich jedoch, daß sie den WILSONschen Gedanken die Berechtigung absprechen. Wir haben in einer Ovogenese ein accessorisches Chromosom gefunden, dessen Identität mit dem gleichen Gebilde des Hodens besonders eindeutig erwiesen wurde durch sein Verhalten während des Buckettstadiums« (S. 408). »Es kann bei *Gryllus* von einer geschlechtsbestimmenden Funktion nicht die Rede sein, und damit natürlich auch bei den übrigen Tieren mit accessorischem Chromosom nicht« (S. 409).

Mehrere Verfasser haben dann auch schon längst hier von BUCHNER Abstand genommen. Bei VEJDOVSKY (11—12) heißt es z. B.: »Sowohl die Beschreibung als die bildliche Darstellung des Gebildes, wie sie uns von BUCHNER vorgeführt werden, bekräftigen mich in der Meinung, daß der ‚accessorische Körper' von *Gryllus* mit einer besonderen Chromatinsubstanz nichts zu tun haben kann«. (S. 165.) »BUCHNERS Angaben und bildlichen Darstellungen der ganzen Reifungsperiode der Grylluseier sind ganz wertlos« (S. 99).

Womöglich noch schwerer als dies kategorische Urteil wiegen hier die Untersuchungen, welche GUTHERZ gemacht hat. Wie bekannt hat dieser Verf. in mehreren Arbeiten (07, 08, 09, 09) den Heterochromosomen von *Gryllus domesticus* eine Untersuchung gewidmet, und die Resultate, wozu ihn diese geführt haben, stehen mit den WILSONschen über die geschlechtsbestimmende Funktion der Heterochromosomen in bestem Einklang. Die letzte Arbeit des Verf. (09) formt sich als eine kritische Nachprüfung der BUCHNERschen Arbeit und führt zu folgendem Endergebnis: »Das Studium

der Gryllusovogenese vermittelt die Kenntnis eines Körpers, den wir nicht ohne weiteres in eine der uns geläufigen Kategorien von Zellbestandteilen einzuordnen vermögen. Jedenfalls ist in ihm kein Chromosom gegeben. Die Lehre von der Beziehung zwischen Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung wird somit von diesem Befunde nicht berührt« (S. 575).

Das Gewicht dieses Urteils hat der Einwand Buchners (10), daß die Nachprüfung von Gutherz bei *Gryllus domesticus* und nicht bei *Gryllus campestris* gemacht worden ist, nicht abzuschwächen vermocht.

Buchner stützt sich in seiner Argumentierung auch darauf, daß von Winiwarter und Saintmont (09) »ein unzweifelhaftes accessorisches Chromosom im Ovar der Katze« gefunden hat (Buchner, 09, S. 420). Die erwähnten Verf. selbst drücken sich aber in dieser Hinsicht mit bedeutend größerer Vorsicht aus (09, S. 214). Und jetzt ist auch diese letzte Stütze gefallen. In einer neulich erschienenen Mitteilung (14) korrigiert von Winiwarter selbst nach erneuten Untersuchungen seine Beschreibung in folgender Weise: »Il ne s'agit pas d'un monosome, mais de diplosomes ou plus exactement de deux hétérochromosoms accouplés« (S. 226).

Fällt somit diese von Buchner in seiner Argumentierung sehr verwertete Stütze weg, kann man sicherlich auch in der Zukunft ruhig die in sich selbst sehr unwahrscheinliche Beschreibung des Ovogenesemonosoms bei *Gryllus*, sowie Buchners weitgehenden theoretischen Überlegungen, die sich auf diese Beobachtung stützen, aus der Literatur ausschalten[1]).

Sehen wir also von Buchners Arbeit ab, stehen die Resultate, zu denen ich beim Studium der Orthopterenovogenese gelangt bin, mit der übrigen Literatur in bestem Einklang:

Erstens reiht sich der Nachweis zweier charakteristischer weiblicher Heterochromosomen in den diploiden Kernen bei *Locusta* und *Leptophyes* in die bekannten zuerst von Stevens (05, 06a) und Wilson (05b 06) gemachten Beobachtungen schön ein.

Es ist überflüssig hier zu betonen, wie die Gültigkeit der letzteren später durch zahlreiche Untersuchungen erweitert worden ist, so daß die darauf aufgebaute Geschlechtsbestimmungstheorie Wilsons jetzt als eine schöne und feste Eroberung unseres Wissens zu betrachten ist. Siehe unter diesbezüglichen Arbeiten z. B. Morrills Untersuchungen und Literaturübersicht (10).

---

[1]) Während des Druckes der vorliegenden Arbeit macht mir Herr Dr. Buchner die Mitteilung, daß auch er seine Deutung des Grylluskörpers als Heterochromosom inzwischen aufgegeben hat.

Die negative Kritik von Gross (12) vermag diesen Eindruck nicht zu entkräften. Sein Postulat, daß »das accessorische Chromosom auch bei den Orthopteren nur scheinbar unpaar ist« und daß sich hier, d. h. in der Spermatogenese der Orthopteren, »immer ein Paar solcher« findet (S. 131), steht mit dem wirklichen Verhalten in schroffstem Widerspruch. Die »sicheren Beweise«, welche der Verf. für eine solche Auffassung in einzelnen Orthopterenarbeiten findet, fußen auf einer Fehlerdeutung der Konflexionsbilder des Monosoms, was ich bei *Locusta* ausführlich gezeigt habe.

Die Beobachtungen der amerikanischen Forscher, welche hier so bahnbrechend sind, beschäftigen sich aber beinahe nur mit dem Studium der Äquatorialplatten und Zählungen der Chromosomen in solchen. Das Verhalten der beiden weiblichen Heterochromosomen während der übrigen Ovogenese lassen sie außer Betracht.

Sucht man aber in den zahlreichen Werken der eigentlichen Ovogeneseliteratur, vermißt man auf der anderen Seite hier in der Beschreibung der weiblichen Geschlechtszellen sozusagen überall eine Erwähnung weiblicher Heterochromosomen. Die spärlichen Ausnahmen dieser Regel sind oben besprochen. Sonst gilt das hier Gesagte sowohl von den Untersuchungen, welche sich mit einem Material, das von dem unsrigen fernstehend ist, beschäftigen, wie von denen, welche bei ganz verwandten Untersuchungsobjekten gemacht worden sind. — Von den letzteren gedenke ich hier nur Giardinas Beschreibung der Ovogenese von *Mantis religiosa* (02) und Vejdovskys bei *Diestramena marmorata* (11—12). In keiner dieser beiden Orthopterenuntersuchungen sind Heterochromosomen beschrieben, obwohl Vejdovsky selbst in den männlichen Geschlechtszellen bei *Diestramena* ein solches vorgefunden hat.

Dieser Umstand findet durch die Beobachtungen, welche wir bei *Leptophyes* gemacht haben, eine einfache Erklärung: Die Heterochromosomen sind wahre Chromosomen, sie machen während der Reifung der weiblichen Geschlechtszellen, in welchen sie paarig vorhanden sind, genau dieselbe Entwicklung wie die Autosomen durch. Nur wenn sie sich durch besonders charakteristische Form und Größe in den Äquatorialplatten von diesen unterscheiden lassen, und wo man deshalb ihren Heterochromosomencharakter durch eine Vergleichung mit dem Monosom der männlichen Zellen konstatiert hat, wie dies sich so überzeugend bei *Leptophyes* tun läßt, nur dann kann man auch ihr Verhalten während der Ovogenese studieren.

In Fällen, wo eine solche kontrollierende Untersuchung nicht gemacht ist, bzw. sich nicht machen läßt, kann man selbstverständlich nicht erwarten, in der Ovogoneseliteratur die weiblichen Heterochromosomen

erwähnt zu finden, denn sie lassen sich überhaupt von den Autosomen nicht sondern.

Ich schließe deshalb hier die Diskussion ab. Eine besondere Erwähnung und Prüfung der einzelnen Ovogenesearbeiten, in denen man eine Beschreibung der Heterochromosomen vermißt, halte ich für unfruchtbar. Bestätigen sie doch eben hierdurch indirekt das Resultat, zu welchem ich durch ein Studium des für die Entscheidung dieser Frage so ideellen Leptophyesmaterials gelangt bin.

Zuletzt sei nur eine anhangsweise Bemerkung beigefügt. Sie liegt zwar außer dem Rahmen dieser Mitteilung, ist aber eine logische Folge der hierin gemachten Beobachtung und in sich selbst von bedeutendem generellen Interesse:

Ist es also bewiesen, daß die Heterochromosomen wahre Chromosomen sind, so ist das Vorhandensein eines unpaarigen Heterochromosoms in den männlichen Geschlechtszellen für die alte Frage, ob die erste Reifeteilung eine Reduktionsteilung ist oder nicht, von großer und entscheidender Bedeutung. Die Natur hat uns selbst ein Mittel in die Hand gegeben, um die Richtigkeit der aus morphologischen Beobachtungen gewonnenen Schlüsse zu kontrollieren.

Wir haben in der Entwicklungsreihe der Geschlechtszellen ein Chromosom, das kraft seiner Unpaarigkeit nicht reduziert werden kann, mit anderen Worten einen Indikator, den man sich nicht besser wünschen könnte, um über das Wesen der Mitosen, die es passiert, unterrichtet zu werden. Dies Chromosom geht alle Teilungen der Geschlechtszellen durch, es wird in allen der Länge nach geteilt — eine einzige ausgenommen, nämlich die erste Reifungsteilung. In dieser verhält es sich genau auf die einzige Weise, welche überhaupt denkbar ist, wenn eine der Teilungen eine Reduktionsteilung ist: es geht ungeteilt in die eine der Tochterzellen über.

Dieser Beweis für den Reduktionsteilungscharakter der ersten Reifeteilung hat alle Merkmale eines Experimentes. In allen Fällen, wo ein Monosom in der ersten Reifeteilung ungeteilt in eine der Tochterzellen übergeht, ist diese Teilung unwidersprechlich eine Reduktionsteilung.

Wenn wir aber die morphologischen Züge der ersten Reifeteilung bei den Orthopteren betrachten — in diesem Material ist ein solcher Übergang in der ersten Reifeteilung eine Regel — dann finden wir, daß diese Teilung hier eben durch die sogenannten heterotypischen Züge charakterisiert ist: Bildung der bekannten ringförmigen und kreuzförmigen Tetraden. Eben hierdurch unterscheidet sich die erste Maturationsteilung morphologisch von allen anderen Mitosen, und wir gehen deshalb sicherlich nicht zu weit,

wenn wir schließen, daß diese morphologische Sonderstellung ein Ausdruck des reduktionellen Charakters ist.

Wie an dem Locustamaterial unzweideutig gezeigt, und wie es durch so zahlreiche gründliche Untersuchungen bei den verschiedensten Objekten festgestellt ist, führt auch das eingehende und lückenlose Studium der Tetradenbildung zu diese Deutung.

Überall wo man also in der ersten Reifeteilung diesen typischen Tetraden — ringförmigen, kreuzförmigen, bâtonnetförmigen — begegnet, ist diese Teilung eine reduktionelle. Und wie ganz überwiegend die erste Reifeteilung durch ein solches morphologisches Verhalten der Autosomen, sowohl im Tier- wie im Pflanzenreich charakterisiert ist, halte ich hier für überflüssig zu betonen. Dazu sind die erwähnten Bilder zu oft diskutiert und zu wohlbekannt.

Kristiania, Dezember 1914.

Literaturverzeichnis.

Buchner, P. 1909. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.

Buchner, P. 1910. Zur Bedeutung der Heterochromosomen. (Mit einer Erwiderung an S. Gutherz.) Arch. f. Zellforsch. Bd. 5.

Giardina, A. 1902. Sui primi stadii dell'oogenesi, e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. Bd. XXI.

Gross, J. 1912. Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten. Zool. Jahrb. Abt. für allg. Zool. u. Physiol. Bd. 32.

Gutherz, S. 1907. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 69.

Gutherz, S. 1908. Über Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Geschlecht. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22.

Gutherz, S. 1909. Weiteres zur Geschichte des Heterochromosomes von *Gryllus* domesticus L. Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin 1909. Nr. 7.

Gutherz, S. 1909. Wird die Annahme einer Beziehung zwischen Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung durch das Studium der *Gryllus*-Ovogenese widerlegt? Sitzber. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin, 1909. Nr. 9.

Korschelt, E. und Heider, K. 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena 1902.

Montgomery, T. H. 1905. The Spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with general Considerations upon chromosome Reduktion and the Heterochromosomes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Feb. 1905.

Morill, C. V. 1910. The Chromosomes in the Ovogenesis, Fertilization and Cleavage of Coreid Hemiptera. Biol. Bull. XIX, 2.

Otte, H. 1907. Samenreifung und Samenbildung bei *Locusta viridissima.* Zool. Jahrb., Abt. für Anat. und Ontog. Bd. 24.

Paulmier, F. 1899. The Spermatogenesis of *Anasa tristis.* Journ. Morph., XV, Suppl.

Stevens, N. M. 1905. Studies on Spermatogenesis, with especial Reference to the »Accessory chromosome«. Carnegie Inst., Washington, Pub. 36.

Stevens, N. M. 1906a. Studies on Spermatogenesis II. A comparative Study of the Heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with especial Reference to Sex Determination. Ibid. Pub. 36, Nr. 2.

Strasburger, E. 1909. Histologische Beiträge. Heft VII: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogami, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena 1909.

Vejdovsky, F. 1911—12. Zum Problem der Vererbungsträger. Prag 1911—12.

Wassilieff, H. 1907. Die Spermatogenese von *Blatta germanica.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

Winiwarter, H. v. et Saintmont, G. 1909. Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammiferes (Chat.). Arch. de Biol., S. XXIV.

Winiwarter, H. v. 1914. L'hétérochromosome chez le chat. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. Nr. 4. 1914.

Wilson, E. B. 1905b. Studies on Chromosomes II. The paired Microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. The Journ. of exp. Zool. Vol. II. Nr. 4.

Wilson, E. B. 1906. Studies on Chromosomes III. The sexual differenzes of the chromosome groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. The Journ. of exp. Zool. Vol. III. Nr. 1.

Wilson, E. B 1911. The sex chromosomes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren mit Ausnahme der Fig. 6 und 17 wurden mit Zeiss Apochromat 1,5 mm, Ap. 1,3 und Komp.-Ok. 8, Tubusl. 160 mm, mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates (großes Modell) bei Projektion auf Arbeitstischhöhe entworfen. Bei Fig. 6 und Fig. 17 wurde, anstatt Komp.-Ok. 8, Komp.-Ok. 4 benutzt.

Die Schnittserie, nach welcher die Fig. 1, 2, 7, 9 und 10a, b, gezeichnet ist, hat eine Dicke von 7,5 μ. Die übrigen sind nach 5 μ dicken Schnitten gezeichnet.

Hermann-Fixierung. Eisen-Hämatoxylinfärbung.

Tafel VIII.

A. Weibliche Zellen.

Fig. 1. Transversalschnitt durch den Anfangsteil eines Ovarialstranges. Drei Ruhekerne der Ovogonien.

Fig. 2. Prophase einer Ovogonienmitose.

Fig. 3, 4. Äquatorialplatten zweier Ovogonienmitosen. Die zwei großen, hakenförmigen Chromosomen in jeder Zelle sind die Heterochromosomen.

Fig. 5. Telophase einer Ovogonie. Tochterplatte von oben gesehen. Die beiden sich auflockernden Heterochromosomen unten, links.

Fig. 6. Transversalschnitt durch den Inhalt einer Eiröhre im Ovocytenabschnitt. Unten rechts eine Ovocyte im Stadium der dünnen Bügel (Leptotänes Stadium). Fünf Ovocyten im Stadium der Doppelbügel (Pachytänes Stadium).

Fig. 7. Ovocyte im Doppelbügelstadium.

Fig. 8, 9. Detailbilder aus Zellen im Stadium der parallelen Konjugation. Bildung der Doppelbügel.

Fig. 10a, b. Ovocyte im Doppelbügelstadium. Dieselbe Zelle aus zwei Nachbarschnitten gezeichnet.

Fig. 11. Polansicht der Äquatorialplatte einer somatischen Mitose. Weibliche Zelle: Eiröhrenzelle. Oben die beiden hakenförmigen Heterochromosomen.

B. **Männliche Zellen.**

Fig. 12. Frühe Prophase einer primären Spermatogonie. Heterochromosom rechts in seiner besonderen Vesikel.

Fig. 13. Spätere Prophase einer primären Spermatogonie. Heterochromosom unten rechts in seiner besonderen Vesikel liegend.

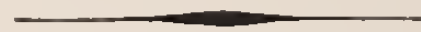
Fig. 14, 15. Zwei Spermatogonienäquatorialplatten. Das hakeförmige Heterochromosom in beiden Zellen rechts.

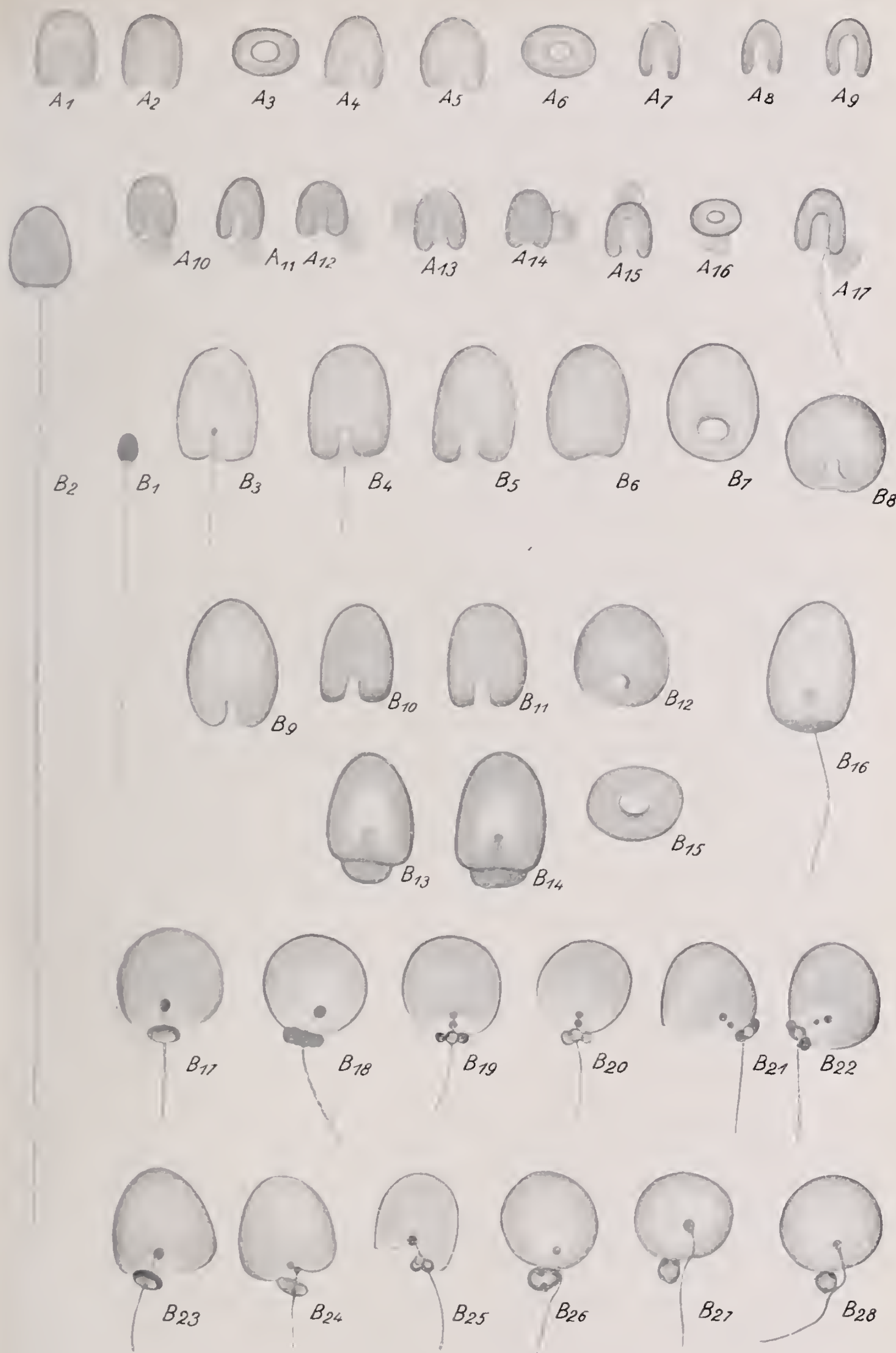
Fig. 16. Telophase einer sekundären Spermatogonie. Heterochromosom rechts. Die Autosomen lockern sich auf.

Fig. 17. Teil eines Hodenfollikels. Unten drei Spermatocyten im Stadium der dünnen Bügel (Leptotänes Stadium). Oben drei Spermatocyten im Doppelbügelstadium (Pachytänes Stadium). In allen Zellen tritt das charakteristisch geformte Heterochromosom klar hervor.

Fig. 18. Spermatocyte im Doppelbügelstadium. Das Heterochromosom rechts von typischer Form und in typischer Lage. Durch seinen Ausläufer ist es mit dem Zellpol verbunden.

Fig. 19. Äquatorialplatte einer männlichen, somatischen Zelle: Epithelzelle aus dem Darmtraktus. Das hakenförmige Heterochromosom rechts.





K. Schlick gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Ballowitz.

Zur Kenntnis der Spermien des Herings.

Von

E. Ballowitz

in Münster i. W.

Mit Figur A_1—A_{17} auf Tafel IX und 3 Textfiguren.

In einer im Jahre 1890 veröffentlichten Abhandlung[1]) habe ich die Spermien einer Anzahl von Knochenfischen[2]) zusammenfassend beschrieben und von ihnen die Form des Kopfes und Verbindungsstückes, die Insertion und Struktur der Geißel, den an letzterer bei einzelnen Arten befindlichen Saum u. a. m. geschildert.

Meine Befunde hat sodann G. Retzius in dem 1905 erschienenen XII. Bande seiner Biologischen Untersuchungen[3]) in allem Wesentlichen bestätigt und die von mir bereits abgebildeten Strukturen nach seinen Präparaten nochmals in vergrößertem Maßstabe in seinem reich illustrierten Werke zur Darstellung gebracht.

Nur hinsichtlich der nach meinen Angaben besonders gestalteten Spermien des Herings, *Clupea harengus* L., weichen die Mitteilungen von Retzius auffällig von den meinigen ab.

Da ich glaube, mich auf meine Beobachtungen verlassen zu können, andererseits aber auch alle Angaben des genannten ausgezeichneten Biologen und vorzüglichen und genauen Beobachters die größte Beachtung

---

1) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXXVI, Taf. XI und XII.

2) *Clupea harengus* L., *Esox lucius* L., *Cyprinus carpio* L., *Leuciscus rutilus* L., *Scardinius erythrophthalmus* L., *Gadus morrhua* L., *Perca fluviatilis* Rond., *Acerina cernua* L., *Gobius niger* Rond., *Zoarces viviparus* Cuv., *Cyclopterus lumpus* L.

3) Gustav Retzius, Biologische Untersuchungen Neue Folge, Bd. XII, 1905, Nr. 10: Zur Kenntnis der Spermien der Leptocardier, Teleostier und Ganoiden. Retzius untersuchte: *Esox lucius*, *Cyprinus carassius*, *Clupea harengus*, *Salmo salar*, *Lota vulgaris*, *Pleuronectes flesus*, *Perca fluviatilis*, *Zoarces viviparus* und *Gobius niger*.

verdienen, so überraschte mich diese Differenz sehr und gab mir Veranlassung, mir noch einmal Spermienmaterial des Herings zu verschaffen und zu untersuchen. Ich benutzte daher im Mai 1913 gelegentlich der 27. Anatomen-Versammlung meinen Aufenthalt in Greifswald, um frisches Sperma dieses Knochenfisches zu konservieren. Ich nahm dazu ein Dutzend Milchner, welche wenige Stunden nach dem Fange von den Fischern in dem Strandorte Wieck bei Greifswald eingebracht waren und von mir direkt den Fischerboten entnommen wurden. Das Sperma wurde vorsichtig aus den Fischen ausgedrückt, mit einer Messerspitze entnommen und ohne jeden weiteren Zusatz sofort in kleine Gläser mit der Konservierungsflüssigkeit gebracht, worin es umgeschüttelt wurde. Das Material von einem jeden Milchner bewahrte ich je in einem besonderen kleinen Gläschen auf. Zur Konservierung diente 1%ige Osmiumsäure und 4%ige Formollösung. Da das herausgedrückte Sperma an den meisten Milchnern noch etwas dick war, beauftragte ich im nächsten Jahre zu etwas späterer Jahreszeit eine durchaus zuverlässige Person, an demselben Orte und nach den gleichen Methoden nochmals Sperma von 12 Heringsmilchnern zu konservieren. Außerdem ließ ich mir einige ganz frische Fische durch Postsendung nach Münster kommen.

Da die Untersuchung dieses sehr reichlichen Materials auch in andrer Hinsicht Interesse bot, will ich in folgendem darüber in Kürze berichten.

Zuvor muß ich die Differenz, welche zwischen den Beobachtungen von G. Retzius und mir besteht, klarstellen.

Auf S. 248 meiner oben zitierten Abhandlung habe ich die Spermien des Herings folgendermaßen beschrieben: »Sie besitzen ungefähr die Gestalt der Spermatozoenköpfe des Lachses[1]), sind ein wenig abgeplattet und spatenförmig. An den frischen Samenkörpern und auch an Glyzerinpräparaten von durch Osmiumsäure fixiertem Material sieht man bei der Flächenansicht eine stark lichtbrechende, dunklere, periphere Schicht, welche sich sehr deutlich von einem hellglänzenden, länglichen Innenraum abhebt und denselben hufeisenförmig umgibt. Ein feiner Mikroporus ist aber nicht vorhanden, vielmehr scheint sich der Innenraum weit gegen das Verbindungsstück hin zu öffnen. Auch auf dem optischen Querschnitt ist dieser helle Raum als rings umgebener heller Fleck deutlich wahrzu-

[1]) Letzteres nach der Beschreibung von Miescher, da ich selbst den Lachs noch nicht untersuchen konnte (vgl. F. Miescher, Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere Ein Beitrag zur Histochemie. Verhandlungen der naturf. Gesellschaft in Basel, 1878, Bd. VI).

nehmen. Ob hier wirklich eine »Innensubstanz« vorliegt, vermag ich nicht zu sagen, da die Spermatozoenköpfe von *Clupea* zu klein sind, um eine sichere Entscheidung zu treffen. Wahrscheinlich ist es mir, daß es sich hier um eine wohl röhrenförmig vertiefte Delle handelt, in welche der Achsenfaden der Geißel eingelassen ist, vielleicht befestigt durch eine die Röhre ausfüllende Masse. Wenigstens habe ich an Köpfen, von welchen die Geißel abgefallen war, deutlich gesehen, daß hier eine weite,rundliche Öffnung besteht, vermittelst welcher sich der hell erscheinende Raum gegen das Verbindungsstück hin öffnet; nach den beiden Flächen des Kopfes hin ist die die Öffnung abschließende Wandung sehr dünn. Quellen die Köpfe, so werden sie rundlich, und die Brechungsdifferenzen verschwinden.«

Textfig. 1 gibt Fig. 53 auf Tafel XI meiner Abhandlung wieder. Fig. 1 a und b demonstrieren die frisch ohne Färbung untersuchten Köpfe und zwar a von der Fläche und b im optischen Querschnitt.

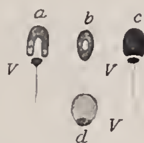


Fig. 1 a—d.

Fig. c ist nach einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckgläschen-Trockenpräparat gezeichnet. Fig. d zeigt den Kopf nach kurzem Aufenthalt in 1%iger Kochsalzlösung gequollen. V ist das Verbindungsstück.

G. Retzius sagt nun a. a. O. S. 111, daß er sich bemüht hat, in seinen Präparaten von *Clupea*-Spermien die von mir beschriebenen Strukturen wieder zu finden, aber leider vergebens. Er fand vielmehr den Spermienkopf »kugelig oder sogar etwas von vorn nach hinten abgeflacht oder auch zuweilen mehr birnförmig; stets war er von geringem Umfange, ungefähr wie beim Hechte.«

Textfig. 2a—g bringt getreue Kopien der Retziusschen Abbildungen a. a. O. Taf. XIX Fig. 18—24 von den Samenkörpern des Herings und zwar 2 a von einem ganzen Spermium, Fig. 2 b—g von deren vorderen Enden. Fig. 2 a mußte um $^1/_3$ verkleinert werden, um sie im Text unterbringen zu können. Der Kopf ist hier kugelig, in Fig. 2 g etwas birnförmig gezeichnet und läßt weitere Einzelheiten in seinem Innern nicht erkennen.

Die Untersuchung des neuen, in obiger Weise tadellos konservierten Materials ergab mir nun eine völlige Bestätigung meiner früheren Beobachtungen, wie die Figuren $A_1 - A_{17}$ auf Tafel IX zeigen. Diese Abbildungen sind nach dem Zeissschen homogenen Immersionssystem 1,5 mm Kompensationsokular Nr. 12 gezeichnet, die Figuren A_1—A_6 wurden noch etwa um das Doppelte vergrößert. Die Vergrößerung ist demnach eine wesentlich stärkere, als bei meinen früheren Abbildungen, welche nach dem weniger leistungsfähigen Winkelschen Immersionssystem $^1/_{24}$ seinerzeit von mir angefertigt worden sind.

Der Kopf besitzt die Form einer kurzen, deutlich etwas abgeplatteten Walze mit vorderem abgerundetem Ende; das hintere Ende ist senkrecht zur Längsachse des Kopfes abgestutzt (Fig. $A_{1}, _{2}, _{4}, _{5}, _{10-15}$, Tafel IX). Daß eine Abplattung besteht, zeigt der optische Querschnitt vertikal stehender Köpfe Fig. A_3, A_6 und A_{16}. Von einem Spitzenstück wird, wie bei den Teleostierspermien überhaupt, jede Andeutung vermißt.

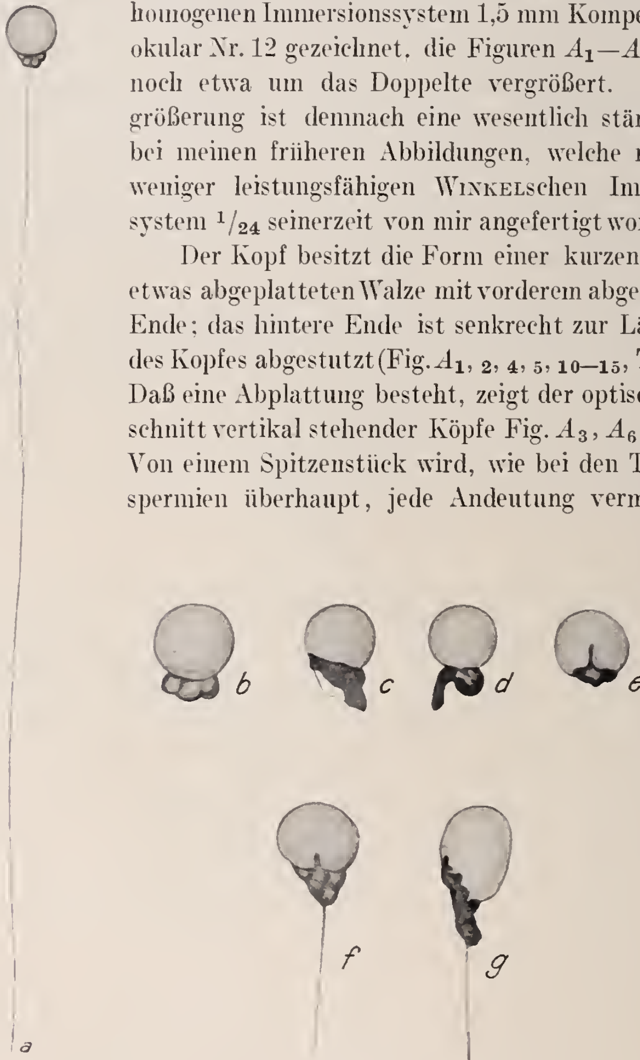


Fig. 2 a—g.

Am hinteren Ende befindet sich in dessen Mitte eine Einsenkung, welche in einen hellen Binnenraum überführt, der vorne abgerundet aufhört und seitlich scharf begrenzt erscheint. Bei Flächenansicht ragen die

beiden stark lichtbrechenden Seitenteile neben dem hellen Innern wie zwei Schenkel nach hinten hin vor. Dadurch erhält der Kopf bei mittlerer Einstellung eine gewisse Ähnlichkeit mit einer sehr kurzarmigen Stimmgabel, Fig. $A_{1, 2, 4, 5, 7-9, 15, 17}$, Tafel IX. Der eine Arm erschien bisweilen eine Spur dicker als der andre. Auch im optischen Querschnitt wird das helle Innere sehr deutlich und sieht förmlich wie ein zentrales Loch aus, Fig. $A_{3, 6, 16}$. Dieses helle Innere, von welchem G. Retzius weder etwas erwähnt noch abbildet, ist das Merkwürdigste an den Spermien des Herings. Bisweilen wollte es an den vertikal stehenden Köpfen bei genauer Einstellung des hintersten Endes scheinen, als ob sich das helle Innere an der einen Kopffläche in Form einer schmalen Rinne öffne, doch konnte ich bei der großen Kleinheit der Gebilde hierüber keine Klarheit erlangen. Die Köpfe sind nämlich äußerst klein, ihr Längsdurchmesser beträgt nur etwas über 2 μ; dazu kommt ihre starke Lichtbrechung. Aus dem gleichen Grunde kann ich auch nicht sagen, ob das helle Innere in der Tat ein nach hinten sich breit öffnender Hohlraum ist oder einer schwächer lichtbrechenden zentralen Innenschicht des Kopfes entspricht. In den ungefärbten und den mit Gentianaviolett nicht zu stark gefärbten, feucht untersuchten Präparaten ist der beschriebene Binnenraum stets deutlich. In den mit Gentianaviolett gefärbten, zuvor durch Osmiumsäuredämpfe fixierten Deckglas-Trockenpräparaten erscheinen die Köpfe mehr gleichförmig dunkel gefärbt. Aber auch hier ist an den vertikal gestellten Köpfen eine helle, lochartige, kreisrund begrenzte Stelle wahrnehmbar. Dagegen trat in den Deckglastrockenpräparaten, welche von dem mit Formol konservierten Material angefertigt und mit Gentianaviolett gefärbt wurden,



Fig. 3.

die Gabelform der Kopfansichten überall sehr auffällig hervor. Das zentrale Innere erschien hell, nur sehr wenig bläulich gefärbt. Die Breite der Flächenansicht wechselt ein wenig, Fig. A_{7-9}, Tafel IX. Bei verschiedener Stellung der kleinen, stark lichtbrechenden Köpfe im feuchten Präparat erhält man sehr verschiedene Ansichten von dem zentralen Hohlraum und seiner Wandung, wie die Zusammenstellung einiger solcher Ansichten bei schwächerer Vergrößerung in Textfig. 3 erläutern kann.

Die obige Form und Struktur des Kopfes habe ich ausnahmslos an allen den Tausenden von Köpfen meines gesamten Materials beobachtet. Auch die Spermien aus dem Hoden der Milchner, welche ich mir frisch von Greifswald kommen ließ, zeigten noch die besprochenen Eigentümlichkeiten, obwohl die Fische schon 2—3 Tage aus dem Wasser und tot waren. Dagegen vermißte ich stets die von G. Retzius beschriebene kugelige oder birnförmige Kopfform von gleichmäßigem Aussehen.

Da wohl nicht anzunehmen ist, daß die Spermien der schwedischen Heringe so weitgehende Unterschiede von denen der pommerschen Heringsrasse aufweisen, bleibt nur die Erklärung übrig, daß G. Retzius Kunstprodukte beschrieben hat, entstanden durch die von ihm angewandten Methoden. Gegen die Fixierung und Konservierung meines reichlichen und gleichmäßig ausgefallenen Materials dürfte wohl nichts einzuwenden sein. Meiner Ansicht nach ist die von G. Retzius beschriebene kugelige Kopfform durch nachträgliche Quellung entstanden. In meiner früheren, oben zitierten Arbeit habe ich schon hervorgehoben, daß die Spermienköpfe der Teleostier infolge ungeeigneter Behandlung leicht aufquellen. Das gilt auch für die Samenkörper des Herings, wie die schon 1890 von mir veröffentlichte Figur eines durch Quellung in Kochsalzlösung kugelig gewordenen Kopfes (s. Textfig. 1 d) erkennen läßt. Ich möchte auch glauben, daß die von G. Retzius für noch andere Teleostier, z. B. Lachs und *Zoarces*, beschriebene Kopfform durch Quellung modifiziert ist. Für den Lachs gibt der Autor selbst zu, daß die kugelige Form des Spermienkopfes hier »durch Anschwellung entstanden ist«. Daß die Differenz sich allein dadurch erklärt, daß die von G. Retzius untersuchten Milchner nicht frisch genug gewesen sind, glaube ich nicht, da der Autor selbst von seinem Material sagt: »Absolut frisch waren sie nicht. Die Heringe sterben nämlich gleich, nachdem sie aus dem Wasser gebracht worden sind, und man bekommt sie erst einige Stunden nachher.« Auch mein Material war nicht mehr absolut frisch, da ich die Fische erst einige Stunden nach dem Fange erhielt; auch ergaben die Fische, welche ich mir, wie oben erwähnt, ohne weitere Konservierung frisch nach Münster kommen ließ, den gleichen Befund.

Mag die Ursache sein, welche sie wolle, jedenfalls kann ich nicht zugeben, daß die von G. RETZIUS gebrachten Abbildungen der Heringsspermien den natürlichen Verhältnissen der lebensfrischen Samenkörper entsprechen.

Die Durchsicht meines reichlichen Materials ließ mich auch ein eigenartiges Verhalten des Verbindungsstückes feststellen, welches G. RETZIUS nicht erwähnt. Das letztere bildet ein kleines, abgerundetes Klümpchen, welches schon an dem ungefärbten Präparat deutlich erkennbar ist, obwohl es sehr zart kontouriert erscheint. In mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten, welche nach der Färbung längere Zeit unter dem Deckglase gelegen hatten, war es mehr oder weniger rötlich violett gefärbt und grenzte sich dadurch von dem mehr graubläulich tingierten Kopfe scharf ab, Fig. A_{10}—A_{17} auf Taf. IX. Eine Zusammensetzung aus Körnern, wie sie RETZIUS beschrieben hat, konnte ich in ihm mit Sicherheit nicht feststellen, es erscheint oft etwas höckerig, scharf abgesetzte Körner konnte ich in ihnen aber nicht erkennen.

Sehr bemerkenswert und eigenartig ist der Sitz dieses Klümpchens. Häufig ist es an dem Hinterende des Kopfes symmetrisch angeheftet (Fig. A_{10}, Tafel IX), wie es auch an den Samenkörpern andrer Teleostier angetroffen wird. Das ist aber durchaus nicht die Regel. Sehr häufig rückt es von dieser Stelle ab und sitzt dann hinten an einer Kante des Kopfes (Fig. $A_{11, 12, 17}$) oder geht auf den Rand oder eine Seitenfläche hinauf (Fig. $A_{13, 14, 16}$); ja, es wird nicht selten an dem vorderen Ende des Kopfes angetroffen, Fig. A_{14}.

Dadurch kommt, daß es sich auch von der Anheftungsstelle der Geißel emanzipiert hat, welche sich am hinteren Kopfende befindet. Wie sich die Geißel an den Kopf anheftet, konnte ich allerdings an meinem Material mit Sicherheit nicht feststellen, da die Geißel sich vom Kopfe meist abgelöst hatte; bei der Kleinheit des Objekts ist es auch nicht leicht. Ich gewann aber den Eindruck, daß die Geißel nicht durch die Mitte des Verbindungsstückes hindurchgeht, wenn dieses sich symmetrisch am hinteren Ende des Kopfes anheftet, sondern seitlich an dem Verbindungsstück vorbeiläuft und hier wohl nur oberflächlich eingesenkt ist, Fig. A_{17} der Taf. IX. An den Köpfen meiner Präparate war die Geißel meist abgefallen, während das, wie oben geschildert, unregelmäßig angeheftete Verbindungsstück häufig noch am Kopfe sitzen geblieben war. An den abgelösten Geißeln sah ich sehr deutlich an ihrem vorderen Ende ein Endknöpfchen (= Zentralkörper) und an ihrem hinteren Ende ein längeres Endstück, wie G. RETZIUS beides zutreffend abgebildet hat. Nur selten war das

Verbindungsstück an der Geißel erhalten und wurde dann bisweilen von einer kurzen Fortsetzung der Geißel, die auch noch mit dem Endknöpfchen versehen sein konnte, überragt. Ein Saum fehlt der Geißel.

Figurenerklärung

der Figuren A_1—A_{17} auf Tafel IX.

Alle Figuren sind nach der Zeissschen homogenen Immersion 1,5 mm, Apert. 1,40, Kompensationsokular 12 gezeichnet, die Figuren A_{1-6} doppelt so groß als die übrigen. Fig. A_{1-9} stellen isolierte Spermienköpfe des Herings dar; in den Figuren A_{10-16} ist an den Köpfen das Verbindungsstück, in Fig. A_{17} auch noch der vordere Teil der Geißel erhalten.

Fig. A_1 und A_2. Flächenansichten. Fixierung durch 1%ige Osmiumsäure, ungefärbt.

Fig. A_3. Optischer Querschnitt durch einen im Präparat vertikal gestellten Kopf. Fixierung durch 1%ige Osmiumsäure, ungefärbt.

A_4 und A_5. Flächenansichten. Formol, ungefärbt.

A_6. Optischer Querschnitt durch einen im Präparat vertikal gestellten Kopf. Formol, ungefärbt.

A_{7-9}. Flächenansichten. Aus einem mit Formol konservierten, mit Gentianaviolett gefärbten und in Kanadabalsam eingeschlossenen Deckglas-Trockenpräparat.

A_{10-15}. Flächenansichten; das Verbindungsstück sitzt an verschiedenen Stellen des Kopfes. 1%ige Osmiumsäure, Gentianaviolett.

A_{16}. Optischer Querschnitt eines im Präparat vertikal gestellten Kopfes, an dessen einer Fläche das Verbindungsstück sitzt; sonst wie vorige.

A_{17}. Flächenansicht des Kopfes. Die Geißel inseriert am Kopf außerhalb des Verbindungsstückes; sonst wie A_{10-15}.

Über die Samenkörper der Forellen.

Von

E. Ballowitz
in Münster i. W.

Mit Figur B_1—B_{28} auf Tafel IX und mit 5 Textfiguren.

Die Samenkörper der Forellen, welche im Monat Dezember laichen, sind bis jetzt noch nicht näher untersucht worden. Soweit ich aus der Literatur ersehe, hat nur Leydig[1]) die Spermien der Bachforelle und des Saiblings studiert und abgebildet; er sagt darüber: »An den Samenkörpern der Teleostier ist der Kopf meist klein, kugelförmig (bei *Dactyloptera* und *Salmo fario* finde ich ihn birnförmig und vorn quer abgeschnitten, von ähnlicher birnförmiger Gestalt ist das stark glänzende Kopfende bei *Salmo salvelinus*, hier aber noch deutlich vorn mit einer Einkerbung); der Schwanzfaden außerordentlich dünn und zart.«

Es sei hier schon bemerkt, daß diese Beschreibung Leydigs mit Bezug auf die Kopfformen nicht zutrifft.

Nach wiederholten Bemühungen gelang es mir kürzlich, durch das Entgegenkommen westfälischer Fischzuchtanstalten in den Besitz mehrerer lebender, frisch gefangener, reifer Milchner der Bachforelle (*Salmo fario* L.) und des Saiblings (*Salmo salvelinus* L.) zu gelangen. Aus den Bachforellen ließ sich dünnflüssiges Sperma gut ausdrücken, bei den Saiblingen war dies jedoch noch nicht möglich, da sie wohl noch nicht ganz brünstig waren. Durch Zerzupfen der reifen Hoden konnten aber auch bei ihnen ausgebildete Samenkörper sehr reichlich gewonnen werden.

Die Behandlung war die gleiche, wie in meiner früheren Arbeit über Teleostier-Spermien[2]) angegeben ist; die mikroskopische Untersuchung wurde mit den besten Zeissschen homogenen Immersionen vorgenommen.

Die Figuren B_1 und B_2 auf Taf. IX stellen zwei ganze Samenkörper der Bachforelle bei verschiedener Vergrößerung dar und sind nach Präpa-

---

1) Fr. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Hamm, 1857.

2) Vgl. E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXXVI, Taf. XI und XII.

raten gezeichnet, welche nach Fixierung durch Osmiumdämpfe mit Gentianaviolett gefärbt und alsdann feucht untersucht wurden.

Fig. B_1. Tafel IX, ist in der gleichen Vergrößerung gezeichnet, wie die Figuren meiner 1890 erschienenen Abhandlung[1]), d. h. es wurde ein jeder Teilstrich des Mikrometerokulars Nr. 2 von WINKEL, mit welchem die Objekte bei WINKELS homogener Immersion $^1/_{24}$ mit ausgezogenem Tubus gemessen wurden und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,0009 mm wirklicher Objektgröße ist, in der Zeichnung gleich 1 mm gesetzt; Fig. B_2 wurde dreimal so groß gezeichnet.

Der von der Fläche gesehene Kopf ist intensiv gefärbt und läßt bei dieser Behandlung weitere Einzelheiten nicht erkennen.

Das mäßig lange Hauptstück der Geißel entbehrt eines Saumes und bietet nichts Besonderes dar. Bisweilen sitzen an ihm sehr zarte Protoplasmatröpfchen, die einen Saum vortäuschen können. Eine feinfädige Zusammensetzung des Achsenfadens konnte in Mazerationen mehrmals erkannt werden. Auf das Hauptstück folgt an seinem hinteren Ende ein deutlich abgesetztes Endstück. Vorn stößt das Hauptstück an das niedrige, kleine Verbindungsstück, welches dem Kopf anliegt.

Die Untersuchung von Kopf und Verbindungsstück ergab nun einige bemerkenswerte Einzelheiten, welche ich in folgendem schildern will.

Der Kopf besitzt die Form einer kurzen Walze mit vorderem abgerundetem Ende, während das hintere Ende senkrecht zu seiner Längsachse abgestutzt ist. Optische Querschnitte vertikal im Präparat stehender Köpfe lehren, daß der Kopf ein wenig abgeplattet ist; beide Flächen und Ränder sind aber stark konvex; vgl. Textfig. 1 d.



Fig. 1 a—f.

Die Kopfform ähnelt sehr derjenigen der Heringsspermien[2]), nur sind letztere noch ein wenig mehr abgeplattet und wesentlich kleiner. Der

[1]) Vgl. E. BALLOWITZ, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVI, 1890.

[2]) Siehe meine in diesem Heft des Archivs für Zellforschung veröffentlichte Abhandlung: Zur Kenntnis der Spermien des Herings. Fig. A_1—$_{17}$ der Taf. IX.

Kopf des Forellenspermiums ist nicht ganz doppelt so groß, als derjenige des Herings.

An dem Kopfe fällt nun zweierlei auf, nämlich eine Fortsetzung der Geißel mit Endknopf und ein zentrales helles Innere.

Stellt man die Kopffläche der lebensfrischen oder mit Osmiumsäuredämpfen fixierten, ungefärbten Forellenspermien mit stärkster Ölimmersion oberflächlich ein, so erkennt man deutlich ein punktähnliches dunkles Kügelchen, welches sich durch einen dunklen Strich mit dem Verbindungsstück in Zusammenhang setzt, Fig. B_3 der Taf. IX. Stellt man ein wenig tiefer ein, so verschwindet Punkt und Strich, und es taucht ein heller, kanalartiger, sehr deutlicher Streifen auf, welcher nach hinten in eine leichte Einsenkung der hinteren Kopffläche übergeht und sich hier zu öffnen scheint, Fig. B_4 und B_5. Die seitliche Begrenzung des Streifens ist sehr scharf, nicht aber die vordere, welche mehr abgerundet erscheint. Dieses helle Innere ist wohl die gleiche Bildung, wie ich sie von dem Spermienkopf des Herings beschrieben habe, nur ist sie bei der Forelle relativ kleiner. Wie beim Hering, wird sie auch an den im Präparat schräg oder vertikal nach oben gestellten Köpfen als scharf umrandete, kreisförmige, lochartige, helle Stelle sehr deutlich. Es macht durchaus den Eindruck eines kanalartigen Hohlraumes. Fig. B_7 ist die Ansicht des hinteren Kopfendes eines sehr schräg gestellten Kopfes, in Fig. B_8 ist der Kopf fast vertikal gestellt. Textfig. 1a—f bringt 6 Ansichten isolierter, nicht gefärbter Spermienköpfe der Bachforelle bei schwächerer Vergrößerung, und zwar 1a—c in Flächenansicht. Textfig. 1d ist ein optischer Querschnitt eines im Präparat vertikal stehenden Kopfes, während die Textfiguren 1e und f das Hinterende der Köpfe bei mehr schräger Stellung zeigen. Es sei übrigens bemerkt, daß nicht an allen Köpfen der helle Streifen deutlich ist, vgl. Fig. B_6 der Tafel IX.

Auch hier, ähnlich wie beim Hering a. a. O., wollte es bisweilen scheinen, als ob sich der Kanal an seinem hinteren Ende gegen die Kopffläche etwas rinnenartig öffne, doch ließ sich dies bei der starken Lichtbrechung und Kleinheit der Gebilde nicht sicher entscheiden, es kann sich auch um einen optischen Effekt handeln. Von dem Zeichner ist diese Erscheinung in Fig. B_8 der Taf. IX und Textfig. 1e zum Ausdruck gebracht.

Der kanalartige helle Streifen wird nun undeutlich und verschwindet ganz, wenn der Kopf mit Anilinfarben intensiv gefärbt wird, ferner in Deckglastrockenpräparaten und nach Quellung der Köpfe.

Über die Bedeutung des Pünktchens und des davon ausgehenden Striches konnte ich folgendes ermitteln. Es handelt sich hier um die Fortsetzung des Achsenfadens der Geißel in den Kopf und das am Ende

des Achsenfadens sitzende Endknöpfchen, welches letztere einem Zentralkörper entspricht. Fig. B_{16}, Tafel IX, bringt den vorderen Teil eines Spermiums aus Deckglaspräparaten zur Darstellung, welche durch 1%ige Osmiumsäure fixiert und mit Gentianaviolett nicht zu stark gefärbt waren. In jedem Kopf dieser Präparate war das Endknöpfchen mit dem Achsenfaden sehr deutlich zu sehen, während das kleine Verbindungsstück weniger gut hervortrat.

Außerordentlich klare Bilder ergaben Präparate, welche mit Gentianaviolett gefärbt und alsdann in konzentrierter Lösung von Kalium aceticum eingeschlossen wurden, eine Methode der Herstellung von Dauerpräparaten, welche G. Retzius bei Spermien nach Färbung mit Rosanilin zuerst und oft angewandt hat. Die Fig. B_{17}—B_{28}, Tafel IX, und die Textfig. 2a—f



Fig. 2 a—f.

sind nach solchen Präparaten gezeichnet. Die Köpfe der Forellenspermien sind hier durch Quellung deformiert, entweder kugelig (Fig. B_{17-20}, B_{26-28}) oder hutförmig (Fig. B_{21-24}, Textfig. 2c—f) oder etwas unregelmäßig (Fig. B_{25}, Textfig. 2a und b) geworden. An jedem Kopfe dieser Präparate tritt nun das Endknöpfchen mit dem Achsenfaden intensiv gefärbt und außerordentlich klar hervor. Nach hinten läßt sich der Faden bis an das

Verbindungsstück verfolgen. Das ist auch der Fall, wenn das Verbindungsstück, wie häufig, exzentrisch am hinteren Kopfende sitzt und dem seitlichen Kopfrande genähert ist. An solchen Köpfen ist alsdann der das Knöpfchen tragende Achsenfaden vom Verbindungsstück unter einem Winkel abgeknickt und tritt in merkwürdig schräger Richtung in den Kopf hinein, Fig. B_{21}. $_{22}$. $_{25}$. Tafel IX, Textfig. 2a, b, d—f. Bei genauester Einstellung ließen sich in diesen Präparaten auch an dem Knöpfchen noch Einzelheiten feststellen. Es erschien durchgehend auffallend groß und oft ein wenig nach hinten hin verlängert. Nicht selten konnte ich nun genau erkennen, daß es von zwei Kügelchen gebildet wurde, die dicht hintereinander lagen; das hintere war etwas kleiner und nicht so deutlich. Hier sind also ein vorderes und ein hinteres Zentralkörperchen vorhanden. Fig. B_{19-22}, B_{24}; Textfig. 2a—c. Nach Färbung mit Rosanilin nach der Methode von G. Retzius waren diese Verhältnisse nicht so scharf sichtbar. Dieser Befund erinnert an die Mitteilung a. a. O. von G. Retzius, welcher an dem isolierten Geißelfaden des Herings zwei dicht hintereinander gelegene Zentralkörperchen gesehen hat.

Der Achsenfaden scheint in den Präparaten meist direkt aus dem Verbindungsstück und zwar aus dessen Mitte hervorzukommen, Fig. B_{17-25}, Tafel IX, Textfig. 3 a—d. Ich habe aber auch wiederholt an frischen und ungefärbten Präparaten gesehen, daß der Geißelfaden dicht neben dem alsdann meist exzentrisch gelagerten kleinen Verbindungsstück zum Kopfe hinstrebte, Textfig. 4c. In den mit Gentianaviolett und Kali aceticum

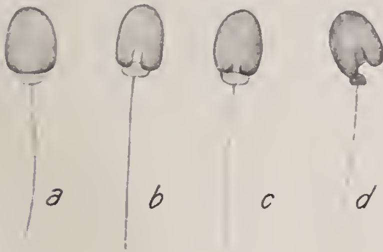


Fig. 3 a—d.

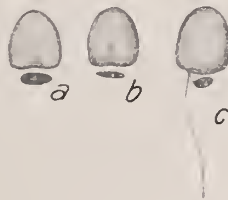


Fig. 4 a—c.

behandelten Präparaten konnte ich an im Präparat vertikal mit dem Hinterende nach oben stehenden Köpfen auf das Genaueste feststellen, daß die Geißel an dem Verbindungsstück vorbei zum Kopf hinzog (Fig. B_{26-28} der Taf. IX, Textfig. 2 d); sie blieb aber noch mit dem Rande des Verbindungsstückes in Kontakt. Ob dies die Regel ist, kann ich nicht sagen, da bei gewöhnlicher Lage der Spermien in Kantenansicht

des Verbindungsstückes die sichere Entscheidung hierüber nicht möglich ist.

Das Verbindungsstück selbst besitzt die Form einer dünnen Scheibe, deren Breite etwas variiert; bisweilen macht es auch den Eindruck eines kleinen Kügelchen, Textfig. 3 und 4. Es liegt dem Hinterende des Kopfes dicht an, ist aber, besonders in mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten, vom Kopf häufig durch einen hellen Spalt getrennt, Textfig. 4a—e. Es kommt vor, daß es etwas unsymmetrisch gegen den Kopfrand hin verschoben ist, Textfig. 3d. An den gewöhnlichen Präparaten ist seine Oberfläche oft uneben und sieht wie körnig aus.

Die wahre Gestalt des Verbindungsstückes zu sehen, gelang mir erst an den mit Gentianaviolett tingierten und in Kali aceticum eingeschlossenen Präparaten. An den gequollenen, hellen, durchsichtigen Köpfen, welche sich in den Präparaten vertikal gestellt hatten, erschien das jetzt von der Fläche gesehene, intensiv gefärbte Verbindungsstück in Form einer kreisrunden oder etwas länglichen ringartigen Scheibe mit etwas hellerer Mitte; doch schien hier ein förmliches zentrales Loch nicht vorhanden zu sein, Fig. B_{26-28}, Tafel IX, Textfig. 2 d. Was besonders zu betonen ist, das war das körnige Aussehen, welches die Verbindungsstücke häufig zeigten. Es ließen sich in den genannten Präparaten oft mehrere in einer Ebene gelegene Körnchen mehr oder weniger deutlich unterscheiden, Fig. B_{19-22}, B_{26}, Textfig. 2 a—d. Das steht im Einklang mit den Beobachtungen von G. Retzius, welcher von den Spermien mehrerer Knochenfische eine körnige Zusammensetzung der Verbindungsstücke beschrieben hat (a. a. O.). Als ich 1890 meine Untersuchungen ausführte, war es mir nicht möglich, die körnige Zusammensetzung zu erkennen, da das von mir damals angewandte Winkelsche Immersionssystem $^1/_{24}$ die Auflösung der winzigen Verbindungsstücke der Teleostierspermien noch nicht gestattete.

An den mit Gentianaviolett und Kali aceticum behandelten Präparaten fiel mir noch auf, daß vorn und seitlich an den gequollenen Köpfen die Begrenzung außerordentlich scharf, fast membranartig, hervortrat, während an ihrem oft unregelmäßig gewordenen Hinterende die Konturen sehr zart waren, Fig. B_{21} und B_{25}, Tafel IX. Noch auffälliger erschien eine breite Rindenschicht in solchen Präparaten, welche mit Osmium konserviert, mit Gentianaviolett gefärbt waren und einige Tage feucht unter dem Deckglase gelegen hatten, Fig. B_{14} und B_{15}. Eine breite, dunkelgefärbte, peripherische Zone umgibt hier das auffällig helle Innere, in welches die Geißelfortsetzung mit dem Endknöpfchen vorragt. Die Rindensubstanz scheint sich demnach etwas anders zu verhalten als das Innere des Kopfes.

Die Spermien des Saiblings gleichen sehr denen der Bachforelle, auch in der Größe. Fig. B_9—B_{13} der Tafel IX stellen isolierte Köpfe der Saiblingspermien in verschiedener Ansicht dar. Wie Fig. B_{13} in einem optischen Querschnitt durch den vertikal gestellten Kopf beweist, sind auch die Köpfe bei dem Saibling leicht abgeplattet und besitzen die helle, kanalartige Stelle. Fig. B_{12} zeigt das hintere Kopfende bei etwas schräger Stellung des Kopfes. Bei Flächenansicht sieht oft der eine den hellen Kanal hinten begrenzende Schenkel ein wenig breiter aus als der andere, so daß dadurch der hintere Abschnitt etwas unsymmetrisch wird. Die Textfigur 5a—e illustriert von der Fläche gesehene Köpfe mit Verbindungsstück und vorderem Geißelende bei schwächerer Vergrößerung.

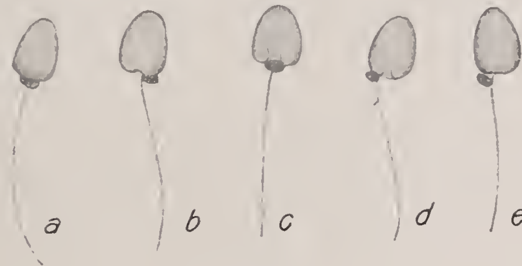


Fig. 5 a—e.

Das kleine Verbindungsstück war nicht selten etwas seitlich gestellt. Die Zusammensetzung des Verbindungsstückes und die Insertion der Geißel habe ich beim Saibling nicht näher studiert, da das Material aus dem Hoden hierzu nicht so geeignet war, wie das reife Sperma der Bachforelle. Doch sind Zentralkanal und Endknöpfchen an den Spermienköpfen des Saiblings ebenso deutlich festzustellen, wie bei der Forelle.

Die Spermien der Forelle weichen durch die Walzenform ihres Kopfes von dem gewöhnlichen Typus der Teleostierspermien, bei denen, abgesehen vom Hering, die kugelige Form des Kopfes beobachtet wird, auffällig ab. Nur bei *Nerophis ophidion* hat G. Retzius[1]) kürzlich eine ähnliche, wenn auch länger gestreckte Walzenform des Kopfes beschrieben.

[1]) G. Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. XV, 1910.

Figurenerklärung

der Figuren B_1—B_{28} auf Tafel IX.

Fig. B_1. Ganzes Spermium der Bachforelle in der gleichen Vergrößerung wie die Figuren meiner 1890 erschienenen Abhandlung, d. h. es wurde ein jeder Teilstrich des Mikrometerokulars N. 2 von Winkel, mit welchem die Objekte bei Winkels homogener Immersion $^1/_{24}$ mit ausgezogenem Tubus gemessen wurden, und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,0009 mm wirklicher Objektgröße ist, in der Zeichnung = 1 mm gesetzt. Osmiumsäuredämpfe, Gentianaviolett.

Fig. B_2. Ganzes Spermium der Bachforelle, 3mal so groß als die vorige Figur gezeichnet. Kopf von der Fläche gesehen. An der Geißel vorne das Verbindungsstück und hinten das Endstück sichtbar. Osmiumsäuredämpfe, Gentianaviolett.

Fig. B_3—B_{28} wurden nach der Zeissschen homogenen Immersion 1,5 mm, Apert. 1,40, Kompensationsokular 12 gezeichnet, die Fig. B_{10}—B_{13} in etwas kleinerem Maßstabe.

Fig. B_3. Kopf und vorderes Geißelende eines Spermiums der Bachforelle bei oberflächlicher Einstellung. Osmiumsäuredämpfe, ungefärbt.

Fig. B_4. Derselbe Kopf wie in Fig. B_3 bei etwas tieferer Einstellung.

Fig. B_5 und B_6. Zwei Spermienköpfe der Bachforelle mit Verbindungsstück, in Flächenansicht. Osmiumsäuredämpfe, ungefärbt.

Fig. B_7. Ansicht des hinteren Kopfendes eines sehr schräg gestellten Kopfes. Bachforelle. Osmiumsäuredämpfe, ungefärbt.

Fig. B_8. Desgleichen an einem fast vertikal gestellten Kopfe.

Fig. B_9—B_{13}. Isolierte Spermienköpfe vom Saibling. B_9—B_{11} in Flächenansicht, B_{13} optischer Querschnitt eines im Präparat vertikal gestellten Kopfes. Fig. B_{12} zeigt das hintere Kopfende an einem etwas schräg gestellten Kopf. Osmiumsäuredämpfe, ungefärbt.

Fig. B_{14} und B_{15}. Zwei Spermienköpfe mit Verbindungsstück in Flächenansicht. Bachforelle. 1%ige Osmiumsäure, Gentianaviolett.

B_{16}. Kopf und vorderes Geißelende eines Samenkörpers der Bachforelle. 1%ige Osmiumsäure, Gentianaviolett. Deckglastrockenpräparat.

B_{17}—B_{28}. Durch Quellung deformierte Spermienköpfe mit Verbindungsstück und vorderem Geißelende. Bachforelle. Färbung mit Gentianaviolett, Einschluß in Kalium aceticum. In den Fig. B_{19}—B_{22} und B_{24} sind zwei dicht hintereinander befindliche Endknöpfchen (= Zentralkörperchen) sichtbar. In den Fig. B_{19}, B_{20}, B_{22} und B_{25} lassen sich im Verbindungsstück Körnchen unterscheiden. Die Fig. B_{26}—B_{28} zeigen Ansichten von dem hinteren Kopfende, so daß man das scheibenförmige Verbindungsstück von der Fläche sieht; der Geißelfaden geht dicht am Verbindungsstück vorbei zum Kopf.

Über die Erythrophoren und ihre Vereinigungen mit Iridocyten und Melanophoren bei Hemichromis bimaculatus Gill.

Vierter[1]) Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen.

Von

Professor Dr. med. et. phil. **E. Ballowitz,**

Direktor des anatomischen Instituts der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster i. W.

Mit 23 Textfiguren und Tafel X—XII.

Inhaltsangabe.

[1]) Die drei vorhergehenden Beiträge sind: Die chromatischer Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 7 Textfiguren und 5 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV, Heft 3, 1913. — Derselbe, Über schwarzrote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Gobiiden. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophorenvereinigungen bei Knochenfischen. Mit 25 Textfiguren und 5 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI, 1913. — Derselbe, Die chromatischen Organe, Melaniridosomen, in der Haut der Barsche (*Perca* und *Acerina*). Dritter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 8 Figuren im Text und 3 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CX, Heft 1, 1914.

I. Einleitung.

Die Rotzellen, Erythrophoren, der Knochenfische sind bisher fast unbekannt geblieben und in ihrem inneren Bau und ihren mannigfachen Variationen einer eingehenden, umfassenderen Untersuchung noch nicht unterzogen worden, so oft auch die Haut und der Farbenwechsel der Knochenfische von Anatomen und Physiologen studiert worden ist. Dies erklärt sich wohl hauptsächlich durch die technischen Schwierigkeiten, welche die Erythrophoren ihrem Studium bei Untersuchung mit stärksten Systemen entgegensetzen. Die roten (und auch gelben) Farbstoffe dieser Buntzellen sind mit wenigen Ausnahmen Lipochrome und als solche in Alkohol leicht löslich, so daß sie sich nicht gut konservieren lassen; auch verändern sie sich nach dem Tode sehr bald, wodurch der feinere Bau der Zellen zerstört wird. Man ist daher darauf angewiesen, vorwiegend lebendes Gewebe von frisch getöteten Tieren zu benutzen, ein Umstand, der diese Untersuchungen wesentlich erschwert.

Bei meinen Chromatophorenstudien der letzten Jahre[1]) habe ich

---

[1]) E. Ballowitz, Über chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. 42, Nr. 7/8, 1912. Mit 15 mikrophotographischen Abbildungen auf 2 Tafeln. — Derselbe, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 7 Textfiguren und 5 lithographischen Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIV, Heft 3, 1913. — Derselbe, Über Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochenfischen. Mit einer lithogr. Tafel. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 82, Abt. I. 1913. — Derselbe, Das Verhalten der Zellkerne bei der Pigmentströmung in den Melanophoren der Knochenfische. (Nach Beobachtungen am lebenden Objekt.) Mit 8 Textfiguren. Biolog. Centralblatt, Bd. 33, Nr. 5. 20. Mai 1913. — Derselbe, Zur Kenntnis der Pigmentzellen, mit Demonstration. Vortrag, gehalten auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Münster i. W. am 16. September 1912. Verhandlungen der Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Münster i. W. — Derselbe, Über chromatische Organe, schwarzrote Doppelzellen und andere eigenartige Chromatophorenvereinigungen, über Chromatophorenfragmentation und über den feineren Bau des Protoplasmas der Farbstoffzellen. Mit Demonstration mikroskopischer Präparate und kinematographischer Vorführung der bei Ölimmersion aufgenommenen Körnchenströmung in den Chromatophoren. Mit 4 mikrophotographischen Abbildungen. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. auf der 27. Versammlung in Greifswald vom 10.—13. Mai 1913. — Derselbe, Über schwarzrote Doppelzellen und andere eigenartige Vereinigungen heterochromer Farbstoffzellen bei Knochenfischen. Mit 29 mikrophotographischen Abbildungen. Anat. Anz., 44. Bd., Nr. 5, 1913. — Derselbe, Das Verhalten der Kerne bei der Pigmentströmung in den Erythrophoren von Knochenfischen. Mit 5 Textfiguren. Biol. Centralblatt, Bd. XXXIII, Nr. 8, 1913. — Derselbe, Notiz über das Vorkommen alkoholbeständiger karminroter und braunroter Farbstoffe in der Haut von Knochenfischen. Hoppe-Seylers Zeitschr. für physiologische Chemie, herausg. von A. Kossel. Bd. 86,

auch die Erythrophoren berücksichtigt und in mehreren Abhandlungen eine große Mannigfaltigkeit derselben nachgewiesen.

Bei *Mullus*[1]) entdeckte ich sehr kleine, zierliche, nur mit einem einzigen großen Kern versehene, sternförmige Zellen, die das interessante Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihrer Pigmentkörnchen darbieten. Von bestimmten Gobiiden[2]) habe ich dagegen sehr große, sich baumartig reichlich verzweigende Erythrophoren beschrieben, welche sich mir bei näherer Untersuchung als förmliche Zellenkonglomerate, zusammengefügt aus oft zahlreichen Einzelerythrophoren, offenbarten.

Bei manchen Zierfischen[3]) fand ich schließlich besondere Rotzellen mit karminrotem oder braunrotem Pigment auf, das im Gegensatz zu den Lipochromen der oben genannten Knochenfische alkoholbeständig ist.

In der folgenden Abhandlung will ich nun mit anderen, histologisch und physiologisch höchst interessanten, wunderhübschen und ganz prächtig anzusehenden Rotzellen bekannt machen, welche ich bei *Hemichromis bimaculatus* Gill entdeckte, und welche sich durch mancherlei Eigenarten

---

Heft 3, 1913. — Derselbe, Über die Erythrophoren in der Haut der Seebarbe, *Mullus* L., und über das Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihres Pigments. Mit 2 Tafeln. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 83, Abt. I, 1913. — Derselbe, Über schwarzrote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Gobiiden. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 25 Figuren im Text und 5 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CVI, Heft 4, 1913. — Derselbe, Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophoren-Protoplasmas. Nach Beobachtungen an der lebenden Pigmentzelle und nach kinematographischen Aufnahmen. Mit 6 Textfiguren und 6 Tafeln mit kinematographischen Mikrophotographien. Pflügers Archiv f. die gesamte Physiologie, Bd. 157, 1914. — Derselbe, Die chromatischen Organe, Melaniridosomen, in der Haut der Barsche (*Perca* und *Acerina*). Dritter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 8 Figuren im Text und 3 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CX, Heft 1, 1914. — Derselbe, Zur Kenntnis des feineren Baues des Chromatophoren-Protoplasmas. Mit 2 Tafeln. Archiv für Zellforschung, XII. Bd., 4. Heft, 1914. — Derselbe, Vier Momentaufnahmen der intracellulären Pigmentströmungen in den Chromatophoren erwachsener Knochenfische. Mit 1 Tafel. Archiv f. Zellforschung, XII. Bd., 4. Heft, 1914.

[1]) E. Ballowitz, Über die Erythrophoren in der Haut der Seebarbe, *Mullus* L., und über das Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihres Pigmentes. Mit 2 Tafeln. Archiv für mikr. Anat. Bd. 83, Abt. I, 1913.

[2]) Derselbe, Über schwarzrote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Gobiiden. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 25 Figuren im Text und 5 Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CVI, Heft 4, 1913.

[3]) Derselbe, Über Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochenfischen. Mit einer lithogr. Tafel. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 82, Abt. I, 1913.

auszeichnen. Vor allem sind sie dadurch sehr bemerkenswert, daß sie sich mit Iridocytenkugeln und auch mit Melanophoren vereinigen und ähnliche organartige Chromatophorenkombinationen bilden, wie ich sie von den Melanophoren als Melaniridosome[1]) beschrieben habe. Man könnte diese Vereinigungen der Rotzellen mit den Guaninzellen daher als Erythroiridosome und, wenn noch ein Melanophor hinzutritt, als Erythro-Melaniridosome benennen.

In meiner vorläufigen Mitteilung[1]) habe ich schon im Jahre 1912 kurz erwähnt, daß ich nicht allein bei den schwarzen, sondern auch bei den farbigen Chromatophoren eigenartige Verbindungen mit den guaninhaltigen Iridocyten auffand, die ich in ihrer Gesamtheit als chromatische Organe bezeichnete.

Bevor ich die Rotzellen und ihre Kombinationen bei *Hemichromis* beschreibe, ist es erforderlich, über diesen Fisch und seine Hautfarbe einige nähere Angaben zu machen.

Hemichromis bimaculatus Gill ist ein hübsch gefärbter, besonders durch sein rotes Kolorit ausgezeichneter, zur Familie der Cichliden gehöriger Knochenfisch, der aus Afrika stammt und in Deutschland von Züchtern und Liebhabern häufig zur Fortpflanzung gebracht ist. Er war daher vor dem Kriege leicht zu erhalten.

Seine Färbung wechselt sehr und ist von der Umgebung und der Wassertemperatur abhängig. In Reuters Werk »Fremdländische Zierfische«[2]) ist er in einem Aquarell der Nr. 133/135 treffend abgebildet.

Außerhalb der Laichzeit ist die Grundfarbe von *Hemichromis bimaculatus* meist unscheinbar, dunkelgraugrünlich bis graubraun mit gelblichem Schimmer, unterseits heller, grauweißlich mit rötlichem Anflug. Zu Beginn der Laichperiode und auch in warmer Umgebung nimmt die ganze Unterseite von der Kehle bis zur Schwanzwurzel einen tief-blutroten Glanz an. Die gleiche rote Färbung tritt auch wenige Minuten nach der durch Dekapitation erfolgten Tötung der Fische ein, auch bei den Exemplaren, welche vorher unscheinbar dunkel-graugrün waren und nur wenig roten Anflug zeigten. Auch die dunkelolivfarbige Oberseite erhält einen rötlichen Schimmer. Die Körperseiten sind außerdem mit 6—8 etwas unregelmäßigen Reihen metallisch glänzender, blau oder auch grünlich, wie Diamanten strahlender Flecken geziert. Ähnliche Flecken finden sich

---

[1]) E. Ballowitz, Über chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen. Anat. Anzeiger, 42. Bd. Nr. 7/8, 1912.

[2]) Fritz Reuter, Die fremdländischen Zierfische. Stuttgart, Verlag von J. E. G. Wegner, 1914.

in unregelmäßiger Anordnung auch an den Seiten des Kopfes. Diese Glanzflecken können undeutlich werden und alsdann kaum hervortreten. Es fallen ferner noch auf ein großer, dunkelschwarzblauer bis schwarzgrüner, goldig umsäumter Fleck am hinteren Rande des Kiemendeckels und ein ähnlicher auf der Mitte der Körperseiten; gewöhnlich weist auch die Schwanzwurzel einen dritten kleinen schwarzen Fleck auf. Die Grundfarbe der Flossen ist derjenigen des Körpers gleich. Die längliche rote Rückenflosse zeigt in ihrem mittleren Teil aus Flecken zusammengesetzte bläulich-weiße Längsstreifen. Die olivgraue Schwanzflosse besitzt einen oberen und hinteren roten Saum, während ihr unterer Rand schwarz erscheint. Auch sie zeigt bläulichweiße Punktstreifen.

Im eigentlichen Hochzeitskleide ist namentlich das Weibchen am ganzen Körper blutrot; überhaupt ist während der Laichzeit im Sommer das Weibchen lebhafter rot und prächtiger gefärbt als das dunklere, mehr bräunliche Männchen, was, wie Reuter (a. a. O.) treffend bemerkt, ganz im Gegensatz zu fast allen anderen Fischarten steht.

Nach Reuter erreicht die Länge des Fisches bis 15 cm, in den Aquarien bei uns aber nur bis 9 cm.

Ich benutzte für meine Untersuchungen gesunde Aquarienfische von 4—10 cm Länge, im ganzen gegen 50 Stück.

Von den durch Abschneiden des Kopfes getöteten Fischen wurden kleine Hautstückchen vorsichtig abpräpariert, nachdem sie vorher von den Schuppen durch Auszupfen mit der Pinzette befreit waren. Auch die großen, durchsichtigen, leicht ausziehbaren Schuppen sind für die Untersuchung geeignet. Die Präparate wurden in 0,75%iger Kochsalzlösung horizontal ausgebreitet und sofort untersucht. Nach derartigen, lebensfrischen Präparaten sind fast alle Figuren auf Tafel X—XII und auch die Textfiguren gezeichnet worden. Eine Anzahl Präparate wurden auch direkt in konzentriertem Glyzerin eingeschlossen; die Rotzellen erhalten sich darin aber nur kurze Zeit und auch nur unvollkommen. Jede Behandlung mit Alkohol extrahiert sofort die schöne rote Farbe, so daß der Alkohol, in welchen ein kleines Exemplar von *Hemichromis* hineingelegt ist, sich sehr bald rot färbt, ein Beweis, daß der Farbstoff dieser Erythrophoren ein Lipochrom ist.

Untersucht man die rötlich gefärbten Hautstücke mit der Lupe oder mit einer schwachen mikroskopischen Vergrößerung, so stellt man fest, daß darin enthalten sind:

1. Rotzellen, Erythrophoren;
2. Schwarzzellen, Melanophoren;

3. Gelbzellen, Xanthophoren;
4. mit Guaninkristallen mehr oder weniger erfüllte und durch diesen Inhalt gekennzeichnete Iridocyten und Zusammenballungen von solchen, die ich als Iridosome bezeichnet habe.

Schon mit der Lupe erkennt man in bei weitem den meisten Rotzellen und auch in den Schwarzzellen einen gelblichen, hell-bläulich oder hellgrünlich, auch wohl violett irisierenden Körper, der dem Hautstück im Verein mit den Rotzellen den schönen roten Glanz und Schimmer verleiht, das sind die Kombinationen der Rot- und Schwarzzellen mit den Iridocytenzusammenlagerungen, den Iridosomen. Es kämen demnach als wesentliche Organe der chromatischen Hautfunktion noch in Betracht:

5. die Vereinigungen der Rotzellen mit den Guaninzellenballen, Erythroiridosome:
6. die Vereinigungen der Schwarzzellen mit den Gnaninzellenballen, Melaniridosome;

Schließlich seien noch erwähnt

7. die nur mikroskopisch nachweisbaren Vereinigungen der Erythroiridosome mit einem Melanophor, das sind die Erythro-Melaniridosome.

Das meiste Interesse verdienen die Rotzellen und ihre Kombinationen.

II. Die Rotzellen, Erythrophoren.

Die Erythrophoren von *Hemichromis* sind abgeplattete, sternförmige Zellen, welche in dem Bindegewebe des Coriums parallel der Hautoberfläche ausgebreitet liegen. Sie finden sich auch in dem dünnen Hautüberzuge der Schuppen und in der Wandung der Schuppentaschen.

Ihre Größe ist verschieden und schwankt zwischen 0,1—0,23 mm, wenn alle Fortsätze maximal mit Pigment gefüllt sind; meist sind sie recht groß, so daß man sie mit einer schwachen Lupe als große rote Punkte deutlich wahrnimmt.

Jede Rotzelle besteht aus einer centralen Scheibe und zahlreichen davon ausgehenden Fortsätzen.

Die kreisrunde oder annähernd kreisrunde Scheibe besitzt einen verschiedenen Durchmesser, ist aber stets deutlich ausgebildet und oft sehr ansehnlich: in sie fließen die Pigmentkörnchen bei Ballung des Pigmentes zurück. Fig. 1, 2, 3, 6 und 7 auf Taf. X. Fig. 1 gibt ein Situationsbild von einem besonders rot gefärbten Exemplar. Man erkennt die Verteilung der Schwarzzellen zwischen den Rotzellen, deren Pigment in den Fortsätzen stark ausgebreitet ist. Die Melanophoren liegen zwischen den Erythrophoren. Links oben hat sich ausnahmsweise eine Schwarzzelle

über die Rotzelle geschoben, liegt aber völlig von ihr getrennt. Die Gelbzellen sind der Übersichtlichkeit wegen fortgelassen. Besonders groß und scharf abgesetzt ist die Scheibe in Fig. 2 und 3. Ihre Abgrenzung wird undeutlich, wenn das Pigment aus ihr heraus in die Fortsätze getrieben ist und sich hier anhäuft. Dann kann die Scheibe fast pigmentfrei und ganz hell werden; nur vereinzelte gröbere Körnchen bleiben in ihr zurück. Fig. 11 die linke und die obere Pigmentzelle. Alsdann, oft auch schon vorher, wird gewöhnlich eine kleine kugelige Pigmentanhäufung in der Mitte der Scheibe sehr auffällig, die wohl unzweifelhaft die Zellsphäre einschließt. In Fig. 11 die beiden linken Rotzellen. Siehe auch Fig. 9b auf Taf. XI, welche eine pigmentarm gewordene Scheibe bei starker Vergrößerung darstellt. In geringer Entfernung davon habe ich einige Male auch eine schalenförmige dünne Anhäufung von rotem Pigment gesehen. Es verhalten sich darin diese Rotzellen wie die meisten Schwarzzellen der Knochenfische, bei denen das Gleiche ja nicht selten ist und schon mehrfach beschrieben wurde. Die roten Pigmentkörnchen in der Scheibe zeigen oft eine radiäre Anordnung, die von der die Sphäre einschließenden Pigmentanhäufung ausgeht. Vgl. Fig. 9b auf Taf. XI.

In der Scheibe sind meist zwei ovale, exzentrisch gelegene Kerne als helle Flecke zu sehen. Fig. 1 die Rotzelle rechts unten, Fig. 6 der Taf. X, Fig. 9b und Fig. 11 der Taf. XI, Rotzelle links unten. Einige Male habe ich aber auch mehrere Kerne, bis 4, einmal 5, in einer Rotzelle angetroffen. Sie liegen in der Scheibe, nur selten lagern sie sich in die Basen von Fortsätzen ein.

Die von der Scheibe ausgehenden Fortsätze sind sehr zahlreich und haben die ausgesprochene Tendenz, sich der Hautoberfläche parallel in radiärer Richtung auszubreiten. Gewöhnlich treten an dem Scheibenrande etwas dickere Arme hervor, die sich sehr bald in feine radiäre Äste zerlegen. Alle Fortsätze sind ziemlich dünn und gegen ihre freien Enden oft ein wenig verbreitert. So entstehen sehr zierliche, flächenhaft ausgebreitete Sterne mit vielen feinen Strahlen. Siehe Taf. X und XI und die Textfig. 1—4.

Unter den Körnchen bzw. Tröpfchen, welche die rote Pigmentmasse bilden, lassen sich zwei Arten unterscheiden, die aber durch Übergänge verbunden sind: grobe und sehr feine.

Die gröberen sind größere, stark lichtbrechende, glänzende, scharf begrenzte, dunkelrote Kügelchen von etwas verschiedener Größe. Die andere Sorte ist außerordentlich fein, staubartig, blaßrot, auch gelblichrot und zart. Diese feinsten Partikelchen sind nur bei stärkster Immersionsvergrößerung deutlich abgrenzbar und das auch nur, wenn sie nicht

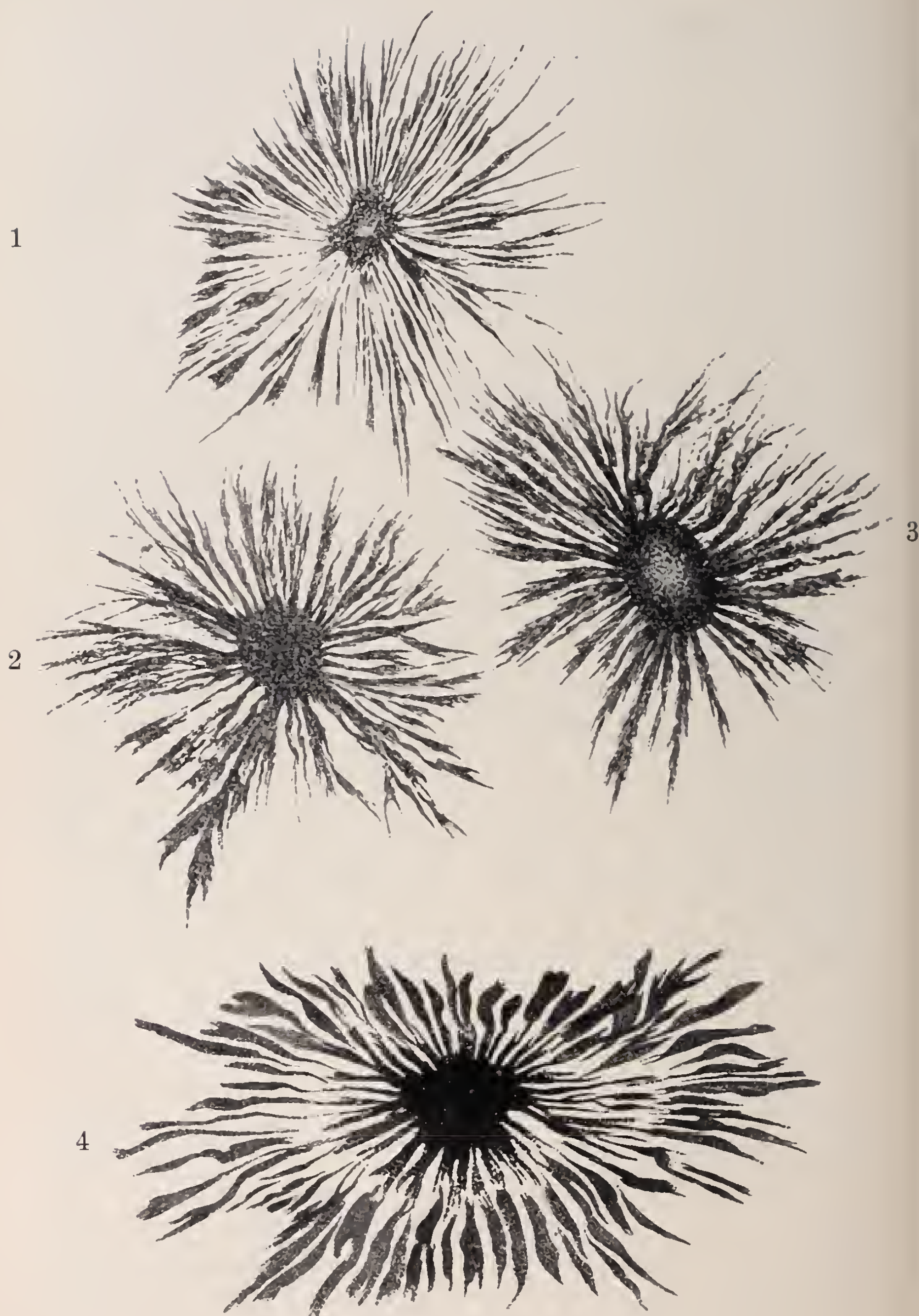


Fig. 1—4.

zu dicht liegen. In Fig. 5 der Taf. X sind die beiden Körnchengrößen dargestellt, links die groben und rechts die feinen. Die letzteren verursachen bisweilen einen gelblichen Schimmer, Fig. 3 und 4a.

Die feinen Körnchen habe ich nicht immer in den Präparaten angetroffen. Bisweilen suchte ich in den Rotzellen vergeblich danach oder fand sie nur in geringer Menge. Meist sind sie indessen, besonders in den stark rot gefärbten Fischen, sehr zahlreich, sie werden aber leicht durch die groben Körnchen verdeckt.

Dieser Befund erinnert an meine Beobachtungen an dem in Alkohol unlöslichen, blutroten Pigment anderer Teleostier, bei welchen ich auch zwei nach Größe und Aussehen verschiedene Pigmentkörnchen feststellte[1]).

Bei meinen histologischen Studien an den lebensfrischen Hautstücken von *Hemichromis* hatte ich oft Gelegenheit, auch die Bewegungserscheinungen der Rotzellen zu sehen. Ich kann nur sagen, daß sich diese in ganz ähnlicher Weise abspielen, wie ich sie von den Melanophoren der Hirnhaut bestimmter Gobiiden[2]) beschrieben habe; nur ist das letztere Objekt für die Beobachtung weit günstiger. Ich sah auch in den Rotzellen eine strömende Bewegung in den Fortsätzen und eine Totalbewegung. Die strömende Bewegung der Körnchen, die unter dem Mikroskop bei Ölimmersion ziemlich schnell erschien, verlief stets radiär, konnte aber in nebeneinander liegenden Kanälchen in entgegengesetzter Richtung erfolgen. Sie wurde sowohl an den groben, wie an den feinen Körnchen beobachtet.

Von Interesse ist die Feststellung, daß die Ballung und Ausbreitung der groben und feinen Pigmentkörnchen nicht isochron erfolgt. Ich muß es dahin gestellt sein lassen, ob die beiden Körnchenarten in eigenen besonderen Kanälchen strömen. Fig. 3 der Taf. X stellt eine Rotzelle dar, deren Pigment sich zum größten Teil in die große centrale Scheibe zurückgezogen hat. Vor allem sind die groben Körnchen darin schon zusammengeballt; nur am Rande der Scheibe in den Basen der Fortsätze finden sich noch gröbere Körnchen vor, die in radiären Reihen angeordnet sind und auch der Scheibe langsam zufließen. Im übrigen ist von den Fortsätzen nicht mehr viel zu sehen, da aus ihrem peripherischen Teil alles Pigment ausgewandert ist und diese pigmentfrei gewordenen Teile dadurch unsicht-

---

1) E. Ballowitz, Über Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochenfischen. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 82, Abt. I, 1913, Taf. XIV, Fig. 24.

2) E. Ballowitz, Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophoren-Protoplasmas. Nach Beobachtungen an der lebenden Pigmentzelle und nach kinematographischen Aufnahmen. Mit 6 Textfiguren und 6 Tafeln mit kinematographischen Mikrophotographien. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. 157, 1914.

bar geworden sind. Von den Fortsätzen ist nur noch der der Scheibe benachbarte Teil gelblichrötlich gefärbt Untersucht man diese Stellen mit stärkster Vergrößerung, so erkennt man, daß die Färbung bedingt wird durch feinste, blasse, rötliche Körnchen, die in radiären Reihen langsam der Scheibe zustreben. Dadurch werden die Pigmentfortsätze kürzer und kürzer und entschwinden dem Auge schließlich ganz. Zu betonen ist dabei immer wieder, daß das Protoplasma der Fortsätze im Gewebe unverändert liegen bleibt und sich nicht verkürzt. Fig. 5 der Taf. X zeigt vier Strahlen einer anderen Rotzelle im gleichen Ballungszustande des Pigments. Auch hier sind die groben Körnchen schneller gegen die Scheibe nach links hin vorgedrungen, während die feinen Körnchen in den mehr peripherischen Teilen der Fortsätze rechts davon allein zurückgeblieben sind.

Fig. 4a führt ein anderes Bild vor, wie ich es an den lebenden Rotzellen nicht selten angetroffen habe. Das grobe Pigment ist gleichfalls schon in der Scheibe zusammengeballt, ist aber auch noch in den Basen aller Fortsätze konzentriert. Infolgedessen erscheint die Scheibe ringsherum mit kurzen, intensiv rot gefärbten Zacken besetzt, was schon bei schwacher Vergrößerung auffällt. Jedenfalls befinden sich in der roten Pigmentmasse auch schon sehr viele feinste Körnchen. Wahrscheinlich erfolgte diese Zusammenballung des Pigments durch totale Kontraktionen der Fortsätze, indem ihr Protoplasma sich der Quere nach von der Peripherie gegen die Scheibe hin zusammenzog, wie ich es für die Melanophoren beschrieben habe. Der an die roten Zacken anstoßende Teil der Fortsätze erschien wieder schwach rötlich gefärbt und ließ die radiären Reihen feinster Körnchen sehen, welche die schwach-rötliche Färbung hervorriefen. Bei der unter dem Mikroskop fortgesetzten Beobachtung dieser Rotzelle verkürzten sich nun diese roten Pigmentarme mehr und mehr, d. h. das Pigment strömte mehr und mehr aus den Fortsätzen heraus und in die Scheibe hinein, so daß die pigmentfrei werdenden, im Gewebe liegenden Protoplasmafortsätze der Rotzelle unsichtbar wurden. So ging aus dem Stadium der Fig. 4a der Taf. X dasjenige der Fig. 4b hervor. Das ganze grobe Pigment und auch der größte Teil des feinen Pigmentes ist in der Scheibe konzentriert, an deren Rande die ursprünglich roten Zacken nur noch durch einige Unebenheiten angedeutet sind. Von den vorher pigmenthaltigen Protoplasmafortsätzen der Rotzelle sind nur noch äußerst zarte, aber deutlich wahrnehmbare Andeutungen zu sehen, deren schwache rötliche Färbung wohl durch vereinzelte, in ihnen liegen gebliebene, feinste Pigmentkörnchen hervorgerufen wird. Rechts am Rande der Scheibe ist in der Basis eines Fortsatzes auch die zarte, blasse Begrenzung eines

Kernes sichtbar geworden, welcher vorher durch das reichliche Pigment verdeckt wurde. Auf diesem Stadium der Zusammenballung habe ich an den Rotzellen des öfteren die pigmentfrei gewordenen, im Gewebe

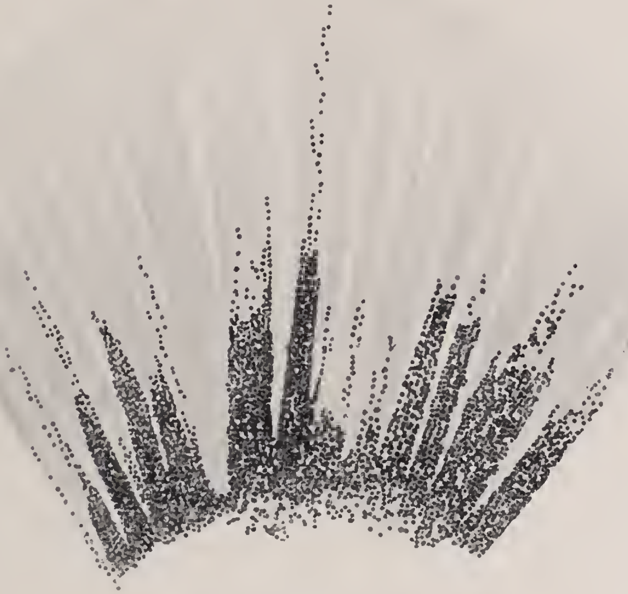


Fig. 5.

liegen bleibenden Protoplasmafortsätze gesehen. Die Textfig. 5 läßt einen Teil dieser pigmentfrei gewordenen Fortsätze an einer in Pigmentballung begriffenen Rotzelle erkennen. Sie erschienen als äußerst zarte,



Fig. 6.

farblose oder nahezu farblose, radiäre, schattenhafte Streifen, bisweilen mit zarter radiärer Streifung in ihrem Innern. Sie blieben aber gewöhnlich nicht lange sichtbar. Ich fand demnach an diesen Rotzellen alles

bestätigt, was ich an den Melanophoren anderer Knochenfische[1]) schon früher gesehen und beschrieben habe.

Das oben geschilderte Stadium der Figur 4b ging alsbald in das Endstadium der Ballung der Textfig. 6 über, in welcher die Scheibe abgerundet ist, und die letzten Andeutungen der Fortsätze sich dem Auge entzogen haben.

III. Die Vereinigungen der Rotzellen mit Iridocyten, Erythroiridosome.

In meinen früheren Mitteilungen[2]) habe ich organartige Vereinigungen von Melanophoren und Iridocyten als Melaniridosome beschrieben und als chromatische Organe gedeutet. Eine meist größere Anzahl von mit Guaninkristallen beladenen Iridocyten hat sich hier zu einem von der Umgebung deutlich abgegrenzten, kapselartigen Körper vereinigt, welcher in sich einen größeren Hohlraum einschließt; von diesem führen mehrere zwischen den Iridocyten verlaufende Kanäle nach außen. Diese durch Zusammenschluß der Iridocyten entstandenen Körper habe ich als Iridosome bezeichnet. Der Hohlraum der Iridosome wird nun von einer großen Schwarzzelle eingenommen, welche ihre Fortsätze durch die Kanäle nach außen in das umliegende Bindegewebe sendet. Hier verzweigen sich die Fortsätze und liegen als in ihrer Form beständige, permanente Zellbestandteile in den Gewebsspalten der Haut. In den zahlreichen Kanäl-

---

[1]) Vgl. meine oben zitierte Abhandlung in Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. 157, 1914.

[2]) E. Ballowitz, Zur Kenntnis der Pigmentzellen mit Demonstration. Vortrag, gehalten auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Münster i. W. am 16. Sept. 1912. Verhandlungen der Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Münster i. W. — Derselbe, Über chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. 42, Nr. 7/8, 1912. Mit 15 mikrophotographischen Abbildungen auf 2 Tafeln. — Derselbe, Die chromatischen Organe in der Haut von *Trachinus vipera* Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 7 Textfiguren und 5 lithographischen Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIV, Heft 3, 1913. — Derselbe, Über chromatische Organe, schwarz-rote Doppelzellen und andere eigenartige Chromatophorenvereinigungen, über Chromatophorenfragmentation und über den feineren Bau des Protoplasmas der Farbstoffzellen. Mit Demonstration mikroskopischer Präparate und kinematographischer Vorführung der bei Ölimmersion aufgenommenen Körnchenströmung in den Chromatophoren. Mit 4 mikrophotographischen Abbildungen. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. auf d. 27. Versammlung in Greifswald vom 10.—13. Mai 1913. — Derselbe, Die chromatischen Organe, Melaniridosomen, in der Haut der Barsche, (*Perca* und *Acerina*). Dritter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Mit 8 Figuren im Text und 3 Tafeln. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. CX, Heft 1, 1914.

chen des Melanophorenprotoplasmas[1]) strömen nun die Pigmentkörnchen ein und aus. Bei Ballung des Pigmentes sammeln sie sich im Innern des Iridosoms an, bei Ausbreitung strömen sie in die Peripherie der Fortsätze. So wird der Metallglanz der Iridocyten modifiziert und die Färbung sowie der Farbenwechsel der Haut hervorgerufen.

In der Haut von *Hemichromis bimaculatus* kommen nun neben zahlreichen Melaniridosomen vorwiegend chromatische Organe vor, welche anstatt eines Melanophoren eine Rotzelle führen, im übrigen aber in allem Wesentlichen den Melaniridosomen gleichen. Ich habe sie oben als Erythroiridosome bezeichnet. Fig. 8 auf Taf. X und die meisten Figuren der Taf. XI und XII, sowie die Textfiguren 7—17 geben eine Anschauung von diesen farbenprächtigen kleinen Hautorganen; nur Fig. 12—20 auf Taf. XI stellen Melaniridosome dar. Auch in den Textfiguren 7—17 sind Erythroiridosome gezeichnet. In allen Figuren erkennt man die Zusammensetzung der Organe aus einem centralen Iridocytenkörper, dem Iridosom, und einem davon ausstrahlenden, bzw. darin zusammengeballten Erythrophor. Fig. 10 auf Taf. XI gibt ein Situationsbild eines Hautstückes der seitlichen unteren Rumpfgegend von einem stark rot gefärbten Fisch bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung wieder. Das Hautstück war in konzentriertem Glyzerin konserviert und hatte darin einige Zeit gelegen. In allen Chromatophoren ,die leidlich erhalten sind, ist das Pigment stark ausgebreitet. Man sieht zahlreiche Rotzellen und dazwischen einige Schwarz- und Gelbzellen. Nur in den letzteren fehlt stets ein Iridosom, sonst erkennt man in der Mitte jeder Farbzelle einen Iridosomkörper. Die Fig. 9a, gleichfalls ein Situationsbild, zeigt ein Hautstück vom Bauch eines *Hemichromis* bei ausgebreitetem Pigment. Die chromatischen Organe liegen hier nicht so dicht wie in Fig. 10. Die Gelbzellen sind der Übersichtlichkeit wegen in dieser Zeichnung fortgelassen, um das Bild nicht zu sehr zu komplizieren. Fast alle übrigen Figuren der Taf. XI und XII geben isolierte Erythroiridosome wieder.

Die Iridocytenkörper unserer Farbzellenkombinationen, die Iridosome, werden von mehreren, oft sehr zahlreichen Iridocyten gebildet, welche sich dicht zusammenlegen. In den Flächenbildern sind die einzelnen Iridocyten nicht zu unterscheiden und zu erkennen, das ist nur in tingierten Schnittbildern möglich. Die Iridocyten werden in den frischen Flächenpräparaten lediglich durch ihren Inhalt, die Guaninkristalle, sichtbar. Diese sind verschieden gestaltet, stellen aber meistens verschieden lange,

---

[1]) Vgl. meine zitierte Abhandlung in Pflügers Archiv für die gesamte Medizin, Bd. 157, 1914.

etwas abgeplattete, stäbchen- oder balkenartige Kristalle mit winklig zugespitzten Enden dar, die sich oft mit ihren Flächen zu Reihen und größeren Gruppen zusammenlagern. In Glyzerinpräparaten, welche einige Zeit gelegen haben, entstehen in den Erythroiridosomen oft unregelmäßige schwärzliche Niederschläge, die ihre Ursache wohl in Zersetzungen des Guanins und des Lipochroms haben.

Die Iridosome besitzen nun eine verschiedene Größe und Form. Die Übersichtsbilder der Fig. 9 und 10 illustrieren die verschiedene Größe, die oft recht ansehnlich sein kann. Von der Umgebung sind sie gewöhnlich scharf abgesetzt und bilden für sich bestehende, isolierte Körper. Das tritt auch noch hervor, wenn in ihrer Nähe Iridocyten liegen und sich mit ihnen in Verbindung setzen. Fig. 24, 42 und 43 der Taf. XII. In der Bauchregion ist es nicht selten, daß sich zwischen den chromatischen Organen netzig angeordnete, schmale Iridocytenreihen hinziehen, in welche die Iridosome eingeschaltet sind und von welchen sie gewissermaßen Verdickungen darstellen. Aber auch dann fallen die Iridosome noch als besondere Körper auf.

Ferner trifft man in der Nähe des Äquators der isoliert liegenden Iridosome nicht selten circulär angeordnete Iridocyten mit oft nur wenigen großen Kristallen an, welche die Aufgabe haben, den Glanzkreis der chromatischen Organe noch zu vergrößern. In den Figuren 25—28 und 31—37 sieht man diese kreisförmig angelagerten Kristalle, die sich von den eigentlichen Iridosomen oft nicht deutlich abgrenzen lassen. In Textfig. 7 haben sich größere Iridocyten und Iridocytengruppen um das centrale Iridosom kreisförmig herumgelagert, sind aber davon und auch unter sich getrennt. Von den Melaniridosomen der Barsche[1]) habe ich ähnliches berichtet.

Die Form der Iridosome ist meist kugelig, bisweilen etwas länglich oder auch unregelmäßig. Siehe die Figuren der Taf. XI und XII sowie die Textfig. 8. Eine Abplattung senkrecht zur Hautoberfläche wird meist beobachtet. Die äußere Oberfläche der Körper ist gewöhnlich glatt, nicht selten aber auch uneben und höckerig. So unregelmäßige Iridosome, wie eins in Textfig. 10 dargestellt ist, sind seltener. Des öfteren konnte ich bei Kantenansicht der chromatischen Organe feststellen, daß die Iridosome die Gestalt einer sehr ausgeprägten bikonvexen Linse besaßen. Fig. 8 auf Taf. X führt eine solche Linsenform des Iridosoms vor. Die nach außen

---

[1]) Vgl. E. Ballowitz, Die chromatischen Organe, Melaniridosome, in der Haut der Barsche (*Perca* und *Acerina*). Dritter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren-Vereinigungen bei Knochenfischen. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie, Bd. CX, Heft 1, 1914.

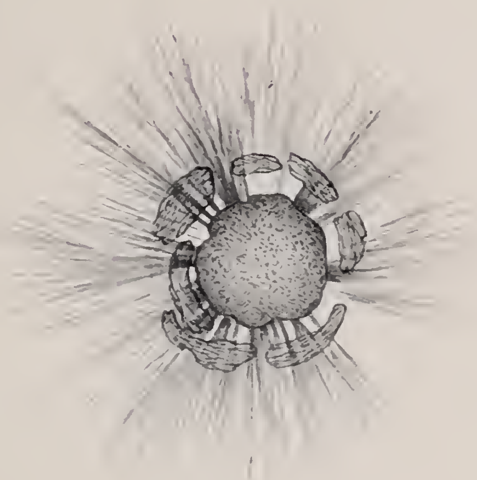


Fig. 7.

Fig. 8.

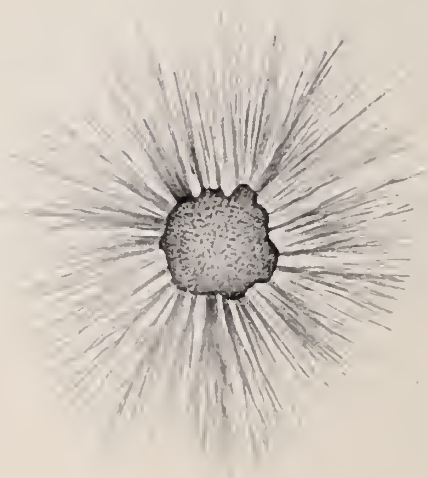


Fig. 9.

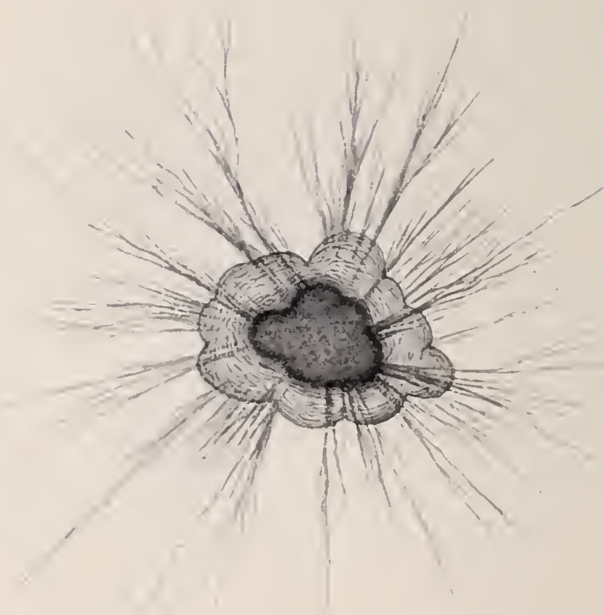


Fig. 10

gewandte Fläche ist annähernd halbkugelig, die andere Fläche kegelförmig, der ganze Körper gleicht auffällig einer Linse, vgl. auch Fig. 22 auf Taf. XI. Auch die Textfig. 11 und 12 zeigen eine ausgesprochene Linsen-



Fig. 11.

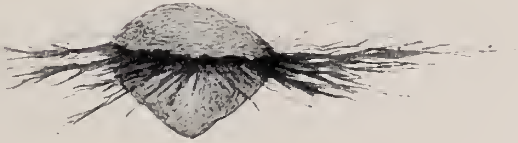


Fig. 12.

form des Iridosoms. Es läßt sich denken, daß durch die regelmäßigen konvexen Flächen dieser Formen der Glanz der Körper erhöht wird.

Dieser Glanz der Körper ist das Auffälligste an ihnen. Untersucht man solche Hautstücke in physiologischer Kochsalzlösung mit schwacher

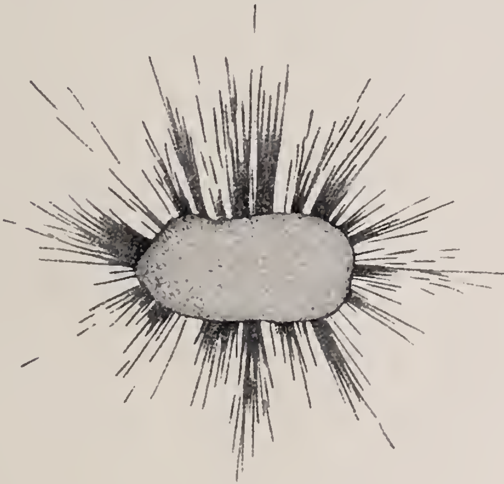


Fig. 13.

Vergrößerung, so erstrahlen die Iridosome, gleich funkelnden Edelsteinen, in dem schönsten blauen, grünen oder rötlichen Glanze; besonders wird der weißlich-stahlblaue Glanz beobachtet. Vgl. die Figuren auf Taf. XI

und XII. Die mehr unregelmäßigen, höckrigen, bläulich oder violett glänzenden Iridosome haben eine gewisse Ähnlichkeit mit Kieselsteinen, so scharf sind sie von der Umgebung abgegrenzt. Auch das Iridosom der Textfig. 13 glich einem Kieselstein, seine Oberfläche war ziemlich glatt. Wenn die Präparate einige Zeit in Glyzerin liegen, so verliert sich der Glanz, und die Körper sehen dann, insbesondere bei durchfallendem Lichte, gelblich-bräunlich aus. Fig. 10 und 21.

Diese durch innige Zusammenlagerung von Iridocyten entstandenen Iridosome kommen bei *Hemichromis* nur sehr selten ohne Verbindung mit Chromatophoren zur Beobachtung, ich habe aber doch wiederholt solche gefunden. In dem Übersichtsbild der Fig. 9a sieht man links oben und rechts oberhalb der Mitte je ein Iridosom, das völlig isoliert im Gewebe liegt und eines Chromatophoren gänzlich entbehrt. Das obere ist etwas länglich, das untere kugelrund, beide sind von der Umgebung scharf abgesetzte Körper. Wie gesagt, ist dieser Befund aber bei *Hemichromis* sehr selten. Fast alle Iridosome setzen sich vielmehr in Verbindung mit einem roten bzw. schwarzen Chromatophoren. Dieser lagert sich in das Innere des Iridosoms und sendet seine zahlreichen Fortsätze gewöhnlich seitlich durch besondere Kanäle in die Umgebung. Im übrigen gleicht die Rotzelle dieser Kombination durchaus der oben beschriebenen, isoliert liegenden Rotzelle, auch was die Zahl ihrer Kerne anbetrifft.

Breitet das rote Pigment sich aus (Fig. 9a auf Taf. XI, Fig. 29—38, Fig. 40 auf Taf. XII; siehe auch die Textfig. 7—13), so sieht man, daß am Äquator des Iridosoms oder in dessen Nähe meist zahlreiche Pigmentarme hervorkommen, die sich bald in mehrere feine Äste spalten; diese umgeben ringsherum in radiärer Richtung das Iridosom. Ihr Austritt am Rande des Körpers wird besonders bei Kantenansicht des Iridosoms deutlich; die kleinen Organe haben dann eine gewisse Ähnlichkeit mit den Blumensternen großstrahliger Kompositen, etwa einer Sonnenblume. Vgl. Fig. 8 auf Taf. X und Fig. 30 auf Taf. XII, auch die Textfig. 11 und 12. In Fig. 44 der Taf. XII sind es nur wenige (5) Pigmentarme, die durch Kanäle der hier blau glänzenden Kapselwand des Iridosoms hervorkommen und sich in feine Strahlen spalten; das zurückgebliebene rote Pigment scheint als centrale dunkle Stelle durch.

In den Fig. 25—28 und 39 ist das Pigment nur wenig in die Fortsätze eingedrungen, bzw. hat sich schon aus diesen beträchtlich zurückgezogen, so daß das meiste Pigment im Innern der Iridosomkapsel liegt. In dem außen befindlichen Pigment erkennt man als ovale rötliche Stellen die beiden Kerne; in Fig. 26 ist nur ein Kern sichtbar. Es ist eine Ausnahme,

daß man die Kerne in dieser Weise außen liegen sieht. Für gewöhnlich sind in den frischen Flächenpräparaten die Kerne der Erythroiridosome nicht zu erkennen, da sie wohl meist im Innern der Iridocytenkapsel liegen.

Ist das Pigment zum größten Teil in den Hohlraum des Iridosoms zurückgezogen, so erscheint das Iridosom dunkelrot oder schwarzrot. Dabei schimmern auf diesem dunklen Untergrunde manche Kristalle und Kristallgruppen der oberen Kapselwand oft intensiv bläulich oder grünlich, Fig. 24—28. Besonders tritt dieser Glanz einzelner Kristalle dann hervor, wenn das Pigment ganz in das Innere zurückgeflossen ist, Fig. 23, 41 und 43 der Taf. XII. Bevor das ganze rote Pigment im Innern verschwindet, sieht man es oft noch in Form kleiner, den Basen der Fortsätze entsprechender, roter Spitzen vorragen, Fig. 41 auf Taf. XII. Vgl. auch die Textfigur 14—17. Ich habe Anhaltspunkte dafür, daß die Form des Iridosoms

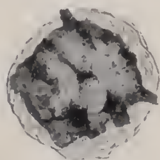


Fig. 14.

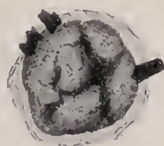


Fig. 15.

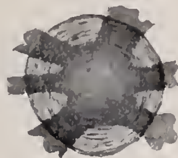


Fig. 16.

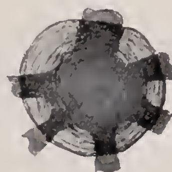


Fig. 17.

sich infolge der Einwanderung des gesamten Pigments etwas verändern kann. Das scheint z. B. aus Fig. 45a und b der Tafel XII hervorzugehen.

Fig. 45a stellt die Kantenansicht eines Erythroiridosoms im optischen Durchschnitt an dem lebenden Präparat dar. Das Pigment hat sich in den Fortsätzen ausgebreitet. Die Form des Iridosoms ist etwas unregelmäßig, kuchenartig. Fig. 45b zeigt dasselbe Präparat, welches eingestellt blieb, bei genau der gleichen Einstellung eine Stunde später. Alles Pigment ist centralwärts in das Innere des Iridosoms zurückgewandert und hat sich zusammengeballt. Die Scheibe des Erythrophoren ist dadurch verdickt und kugelförmig geworden und hat die beiden Hälften des Iridosoms auseinander gedrängt. Die Oberflächen des letzteren sind dadurch auch mehr konvex geworden. In diesem Falle ist also auch die Form des Iridosoms bei der Pigmentwanderung der von ihr eingeschlossenen Buntzelle verändert. In meiner Abhandlung über die chromatischen Organe der Barschhaut habe ich von den Melaniridosomen ähnliches berichtet.

Diese Erythroiridosome sind an der Unterseite des ganzen Fisch-

körpers sehr verbreitet, so daß die isolierten Rotzellen hier nur selten sind. Auch an der Seite des Rumpfes bis gegen die Mitte hin, ebenso am Kopf finden sie sich vor. Desgleichen sind sie in den ausgerissenen Schuppen dieser Region unter isolierten Rotzellen meist zahlreich vorhanden. Dagegen sind sie auf der dunkler gefärbten Rückenhaut nur selten und werden hier ersetzt durch große isolierte Rotzellen ohne Iridosom.

An den Schuppen habe ich auch Übergänge von Rotzellen zu den Erythroiridosomen gefunden. In der oberen und rechten Zelle der Fig. 11 sehen wir solche Ansätze zur Erythroiridosombildung dargestellt, während die Zelle links noch eine einfache Rotzelle ist. In den beiden Zellen ist schon ein centrales, blau schillerndes Iridosom vorhanden, es ist aber noch sehr klein, so daß sich die Pigmentmasse noch nicht ganz in dasselbe einlagern kann. In der oberen Zelle liegt das Iridosom auch noch nicht genau central, so daß der dunkle Sphärenfleck daneben gelegen ist. Dagegen ist in der rechten unteren Rotzelle das schon etwas größere Iridosom genau central gelagert und umschließt schon die Scheibe der Rotzelle.

IV. Die Vereinigungen einer Rotzelle und einer Schwarzzelle mit Iridocyten, Erythro-Melaniridosome.

Außer den Erythroiridosomen habe ich bei *Hemichromis* noch eine weitere Kombination festgestellt, bei welcher noch ein Melanophor hinzukam und sich mit der Rotzelle in den Hohlraum des Iridosoms einlagerte.

Die Fig. 21 und 22 der Taf. XII illustrieren diese sehr merkwürdigen Bildungen. Fig. 21 ist nach einem in Glyzerin konservierten Hautstück gezeichnet und stellt eine Flächenansicht dar. Das längliche, große, etwas unregelmäßige Iridosom liegt in der Mitte und hat in diesem Glyzerinpräparat seinen Glanz verloren; es sieht mehr bräunlichgrau aus. Aus seinem Innern kommen zahlreiche Strahlen einer großen Rotzelle hervor, deren Pigment sich in der Peripherie ausgebreitet hat. Außerdem sieht man aber an dem Iridosom oberhalb der Rotzelle noch einen Melanophoren mit seinen Fortsätzen austreten, dessen Pigment noch nicht weit in die Protoplasmafortsätze eingeströmt ist. In dem Präparat war auf das deutlichste festzustellen, daß die Fortsätze sowohl der Rotzelle wie der Schwarzzelle aus dem Innern des Iridosoms hervorkommen, aber voneinander getrennt sind. Fig. 22 zeigt ein anderes Erythromelaniridosom in Kantenansicht. Das von zahlreichen Iridocyten gebildete, sehr große Iridosom besitzt die ausgesprochene Form einer bikonvexen Linse. Aus ihrem Äquator dringen die vielen Strahlen einer Rotzelle hervor, um sich in einer Ebene rings um die Linse auszubreiten. Oberhalb der Rotzelle

bohren sich durch die Iiridocytenlinse ebenfalls zahlreiche Fortsätze eines vom Iridosom eingeschlossenen Melanophoren nach außen durch, um sich hier gleichfalls radiär auszubreiten. Man erkennt auf das deutlichste, daß die Äste der Rotzelle und der Schwarzzelle getrennt voneinander verlaufen. Ein Umfließen der roten Äste durch das Melanophorenprotoplasma, wie ich es an den auch anders gestalteten schwarzroten Zellenkombinationen der Gobiiden feststellte, findet bei *Hemichromis* nicht statt.

Diese eigenartigen Erythromelaniridosomen habe ich in der Haut von *Hemichromis* nur sehr vereinzelt und recht selten angetroffen. Bei manchen Individuen wurden sie ganz vermißt. Oft mußten erst zahlreiche Präparate angefertigt werden, um eins zu finden. Nur selten waren in einem Präparat mehrere gleichzeitig vorhanden. Nicht zu verwechseln damit sind einfache Anlagerungen von Melaniridosomen an Erythroiridosome, wie sie auch, wenn auch sehr selten, beobachtet wurden. Hier waren die Iridosomhöhlen noch voneinander getrennt, so daß beide Kombinationen ihre Selbständigkeit bewahrt hatten.

V. **Melaniridosome.**

Diese Kombinationen gleichen bei *Hemichromis* den schon bei anderen Fischen von mir beschriebenen in allem Wesentlichen. Ich kann daher kurz darüber hinweggehen. Die Fig. 12 und 13 zeigen zwei Melaniridosome von der Fläche. In der Mitte liegt das große, rundliche, oft etwas längliche (Fig. 12) Iridosom, das gewöhnlich prachtvoll stahlblau oder violett glänzt. Es ist überall deutlich von der Umgebung als isolierter Körper abgesetzt. In betreff seiner Form gilt dasselbe, was oben über die Erythroiridosomen gesagt wurde. In Fig. 12 und 13 ist das Pigment aus dem Innern in die zahlreichen schmalen, sich nur wenig verzweigenden Fortsätze gewandert und hat sich darin ausgebreitet. Die Fortsätze können bisweilen sehr lang werden. Auch in den Melaniridosomen der Textfig. 18—22 hat sich das schwarze Pigment zum größten Teil in den Fortsätzen ausgebreitet. Davon hebt sich in den Textfig. 18 und 19 das große runde, bzw. längliche Iridosom sehr scharf ab. In den Textfig. 20—22 ist das nicht so deutlich der Fall, weil hier das schwarze Pigment auch etwas die Oberfläche des Iridosoms überzogen hat. Bei *Hemichromis* kommt letzteres nur selten zur Beobachtung und ist weniger auffällig, als bei *Trachinus vipera*, wo ich diese Erscheinung (a. a. O.) eingehend beschrieben und gewürdigt habe. Die Fig. 14—18 der Taf. XI stellen im Gegensatz hierzu Melaniridosome dar, deren Pigment die Fortsätze verlassen hat und im Innern des Iridosoms zusammengeballt ist. Die Kapselwand des letzteren ist am Rande der

durchscheinenden dunklen centralen Pigmentmasse zum Teil sichtbar. Fig. 19 und 20 der Taf. XI geben schließlich Kantenansichten zweier Melaniridosome wieder mit sehr deutlich ausgeprägter Linsenform des Iridosoms.

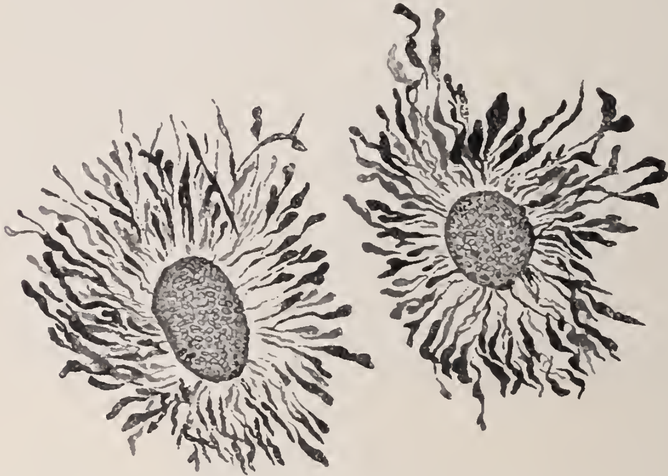


Fig. 18. Fig. 19.

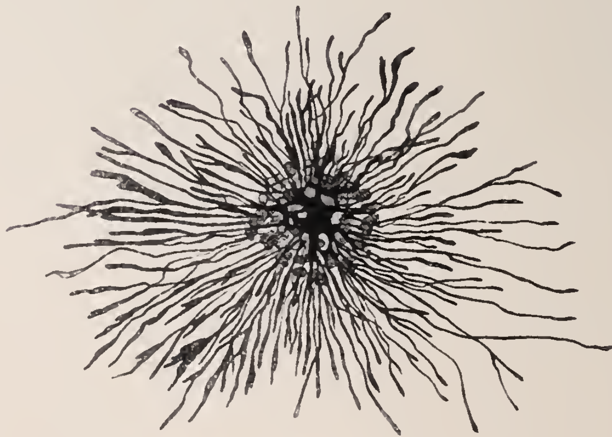


Fig. 20.

Das letztere ist hier sehr groß und bildet zwei konvexe, parallel der Hautoberfläche verlaufende Flächen. Die Unterfläche der Linse in Fig. 20 ist stark kegelförmig. Aus dem Äquator der Linse kommen zahlreiche feine

Fortsätze des von der Linse umschlossenen Melanophors hervor, welcher im Innern der dicken Iridocytensubstanz verborgen liegt.

Wie die Übersichtsbilder der Fig. 10 und Fig. 9a zeigen, sind die Melaniridosome in der Haut von *Hemichromis* sehr zahlreich, wenn sie auch an Zahl gegen die Erythroiridosome zurücktreten. Den letzteren gleichen sie sonst vollkommen, nur daß statt einer Rotzelle eine Schwarzzelle im Innern liegt.



Fig. 21. Fig. 22.

Schließlich noch ein paar Worte über die

VI. Gelbzellen, Xanthophoren.

Sie sind in der Haut von *Hemichromis* sehr zahlreich und befinden sich zwischen den anderen Farbzellen und ihren Kombinationen. Sie liegen stets isoliert, Vereinigungen von Gelbzellen mit Iridocytenballen habe ich niemals angetroffen. Die Form der Xanthophoren ist, wie Textfig. 23 zeigt, unregelmäßig viellappig oder sternförmig und sehr verschieden. Es sind sehr dünne, zarte Gebilde. Die Kerne sind meist nicht zu sehen, sehr häufig habe ich sie aber als zwei ovale helle Flecke erkannt, wenn das Pigment sich ausgebreitet hatte, Textfig. 23. Auch eine helle, kleine, centrale Sphärenstelle konnte ich alsdann nachweisen; von ihr schien das Protoplasma radiär auszustrahlen. Wie ich schon von den Gelbzellen anderer Teleostier nachgewiesen, ist auch bei *Hemichromis* der in Alkohol lösliche Farbstoff an kleinste gelbe Körnchen gebunden. Eine centrale

gelbe oder rote Zusammenballung, die ich von den Gelbzellen der Gobiiden als Erythrom und Xanthom beschrieben habe, fehlt hier. Dagegen traf ich bisweilen Gelbzellen an, in denen gröbere rote Körnchen enthalten

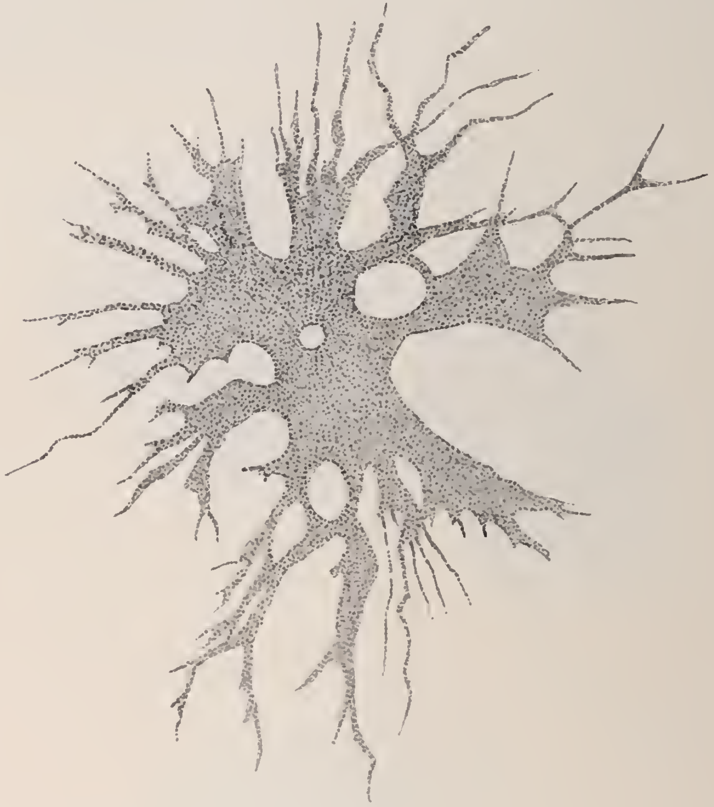


Fig. 23.

waren, ferner auch Rotzellen mit deutlich gelber oder auch ins Orange gehender Grundfärbung. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Übergänge zwischen Gelb- und Rotzellen.

Tafelerklärung.

Fast alle Zeichnungen sind nach lebensfrischen, in 0,75%iger Kochsalzlösung liegenden Präparaten von *Hemichromis bimaculatus* Gill bei verschiedener Vergrößerung und bei Untersuchung mit durchfallendem Licht gezeichnet. Die Hautstücke wurden meist dem Bauche oder dem unteren Teile der Rumpfseite entnommen und unter dem Deckglase horizontal ausgebreitet. Die Farbzellen und ihre Kombinationen sind daher meist von der Fläche gesehen.

Tafel X.

Fig. 1. Erythrophoren und Melanophoren, erstere mit maximal ausgebreitetem Pigment. Situationsbild. Leitz Obj. 7, Ocular I.

Fig. 2. Rotzelle mit in den zahlreichen Fortsätzen ausgebreitetem Pigment und großer centraler Scheibe. Zeiss Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 3. Rotzelle, aus deren Fortsätzen die gröberen Pigmentkörnchen schon zum größten Teile in die centrale Scheibe zurückgeströmt sind, während die feinen Körnchen noch die der Scheibe benachbarten Teile der Fortsätze erfüllen und dadurch deutlich sichtbar machen. Zeiss homogene Immersion 2 mm, Apert. 1,48, Kompensations-Ocular 8.

Fig. 4a. Rotzelle, deren gröbere Pigmentkörnchen sich in den basalen Abschnitten der Fortsätze angesammelt haben. In den anstoßenden Teilen der Fortsätze sind nur noch in radiären Reihen angeordnete, feinste, rote Pigmentkörnchen sichtbar. Zeiss homogene Immersion 2 mm, Apert. 1,40, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 4b. Dieselbe Rotzelle, wie in Fig. 4a, bei der gleichen Vergrößerung, 10 Minuten später. Das Pigment ist mehr in die Scheibe zurückgeflossen, ebenso der größte Teil der feinsten Pigmentkörnchen, so daß die Fortsätze nur noch schwach und scheinbar verkürzt sichtbar sind.

Fig. 5. Abschnitte von vier Fortsätzen einer Rotzelle, in denen die gröberen Pigmentkörnchen bzw. -Tröpfchen nach links (gegen die Centralscheibe) abströmen, so daß rechts nur noch feinste rote Körnchen in deutlich radiärer Anordnung vorhanden sind. Zeiss homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 6. Zwei Erythrophoren mit in den Fortsätzen ausgebreitetem Pigment. In der Scheibe je 2 helle Kernflecke sichtbar. Leitz Obj. 7, Ocular I.

Fig. 7. Rotzelle mit ausgebreitetem Pigment aus einer Schuppe. Das Pigment ist aus der centralen Scheibe zum größten Teil in die Fortsätze eingeströmt, so daß man in ihr nur noch vereinzelte grobe Pigmentkörnchen sieht. Zeiss Obj. 8, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 4.

Fig. 8. Erythroiridosom mit ausgebreitetem rotem Pigment, von der Kante gesehen. Die obere Fläche des von mehreren Iridocyten zusammengesetzten, abgerundeten, großen Iridosoms ist halbkugelig, der untere Teil kegelförmig. Aus dem Äquator des fast kugeligen Iridosoms kommen die zahlreichen, parallel der Hautoberfläche ausgebreiteten Fortsätze der Rotzelle heraus. Zeiss Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Tafel XI.

Fig. 9a. Flächenansicht eines Hautstückes aus der Bauchregion mit den Melaniridosomen und Erythroiridosomen. Oben links und rechts oberhalb der Mitte liegt je

ein isoliertes Iridosom ohne Pigmentzelle. Die Gelbzellen sind der Übersichtlichkeit halber fortgelassen. Das schwarze und rote Pigment ist in den Fortsätzen der Farbzellen maximal oder nahezu maximal ausgebreitet. Zeiss Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 4.

Fig. 9b. Scheibe und anstoßender Teil der Fortsätze einer Rotzelle, deren Pigmentmasse zum größten Teil in die Peripherie geströmt ist, bei starker Vergrößerung (Zeiss homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Kompensations-Ocular N. 12). In der pigmentarm gewordenen Scheibe sind zu sehen: die centrale Anhäufung von Pigmentkörnchen um die Sphäre, die radiäre Anordnung der Pigmentkörnchen und die beiden Kerne.

Fig. 10. In Glyzerin eingeschlossenes, der Fläche nach ausgebreitetes Hautstück bei schwacher Vergrößerung. Leitz Obj. 3, Ocular III. Innerhalb eines jeden Melanophoren und Erythrophoren, deren Pigment in den Fortsätzen maximal ausgebreitet ist, sieht man je ein hier dunkel erscheinendes Iridosom. Die Iridosome haben sehr verschiedene Größe.

Fig. 11. Drei Rotzellen aus einer Schuppe mit in den Fortsätzen maximal ausgebreitetem Pigment. In der linken Zelle sind zwei ovale Kernflecke deutlich. Die beiden rechten Zellen besitzen im Bereich ihrer Scheibe ein relativ kleines Iridosom, welches der linken Rotzelle noch fehlt. Die Sphäre ist in der Mitte der Scheibe durch eine deutliche rote Pigmentanhäufung gekennzeichnet. Zeiss homogene Immersion 2 mm, Apert. 1,40, Kompensations-Ocular 4.

Fig. 12 und 13. Zwei Melaniridosome mit in den Fortsätzen maximal ausgebreitetem Pigment. Zeiss Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 14—18. Fünf Melaniridosome mit in das Iridosom zurückgezogenem, zusammengeballtem Pigment. Zeiss Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 19 und 20. Zwei große Melaniridosome mit in den Fortsätzen ausgebreitetem schwarzem Pigment, von der Kante gesehen. Das große, von Iridocyten gebildete Iridosom ist nahezu linsenförmig. Aus dem Äquator der Linse kommen aus deren Innern die parallel der Hautoberfläche ausgebreiteten Pigmentfortsätze heraus. Zeiss Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 21. Vereinigung einer Rotzelle und einer Schwarzzelle mit einem central gelegenen Iridosom; aus letzterem kommen die horizontal ausgebreiteten Pigmentfortsätze heraus, in denen das Pigment, wenigstens der Rotzelle, sich maximal ausgebreitet hat. Flächenansicht. Leitz Obj. 7. Ocular I.

Fig. 22. Vereinigung einer Rotzelle und einer Schwarzzelle mit einem central gelegenen, großen, linsenförmigen Iridosom, Erythro-Melaniridosom, von der Kante gesehen. Aus dem Iridosomkörper kommen seitlich die parallel der Hautoberfläche ausgebreiteten Pigmentfortsätze der Rotzelle und der Schwarzzelle getrennt hervor. Zeiss Obj. 8, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Tafel XII.

Erythroiridosome in verschiedenen Ausbreitungszuständen des roten Pigments.

Fig. 23. Das gesamte Pigment der Rotzelle hat sich zusammengeballt und in das Innere des Iridosoms zurückgezogen. Die oberflächlichen Guaninkristalle erscheinen auf dem dunkelroten Hintergrunde blaugrünlich. Zeiss Objectiv 8 mm, Kompensations-Ocular 12.

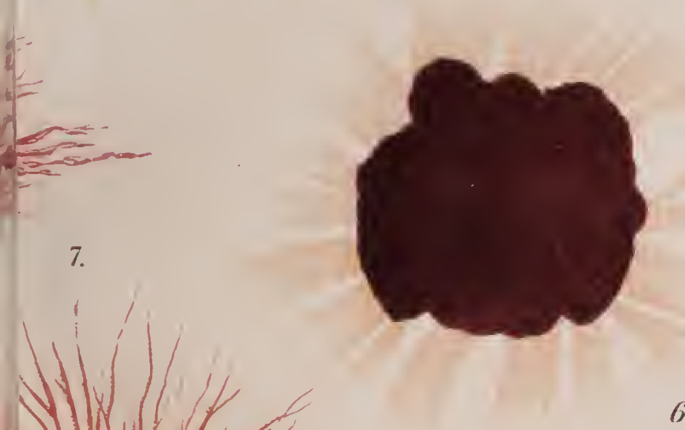


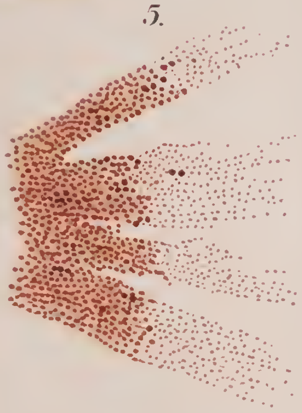
Käte Schbek gez.

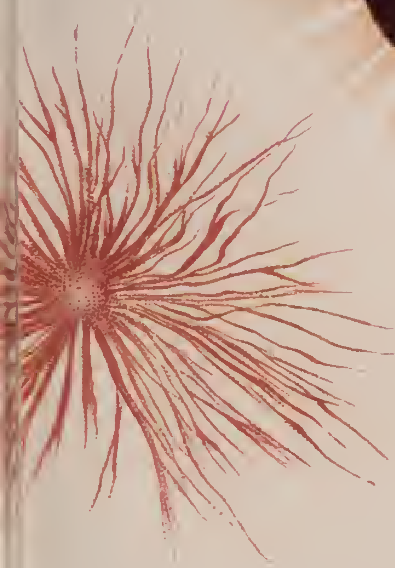
Verlag v. Wilhe[lm]

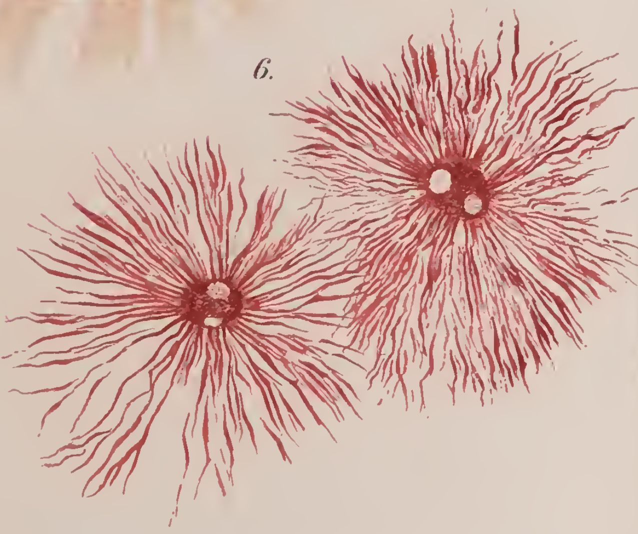












…elmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

9a



9b



14.



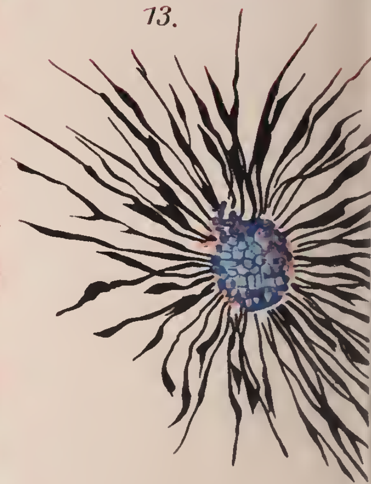
15.



11.

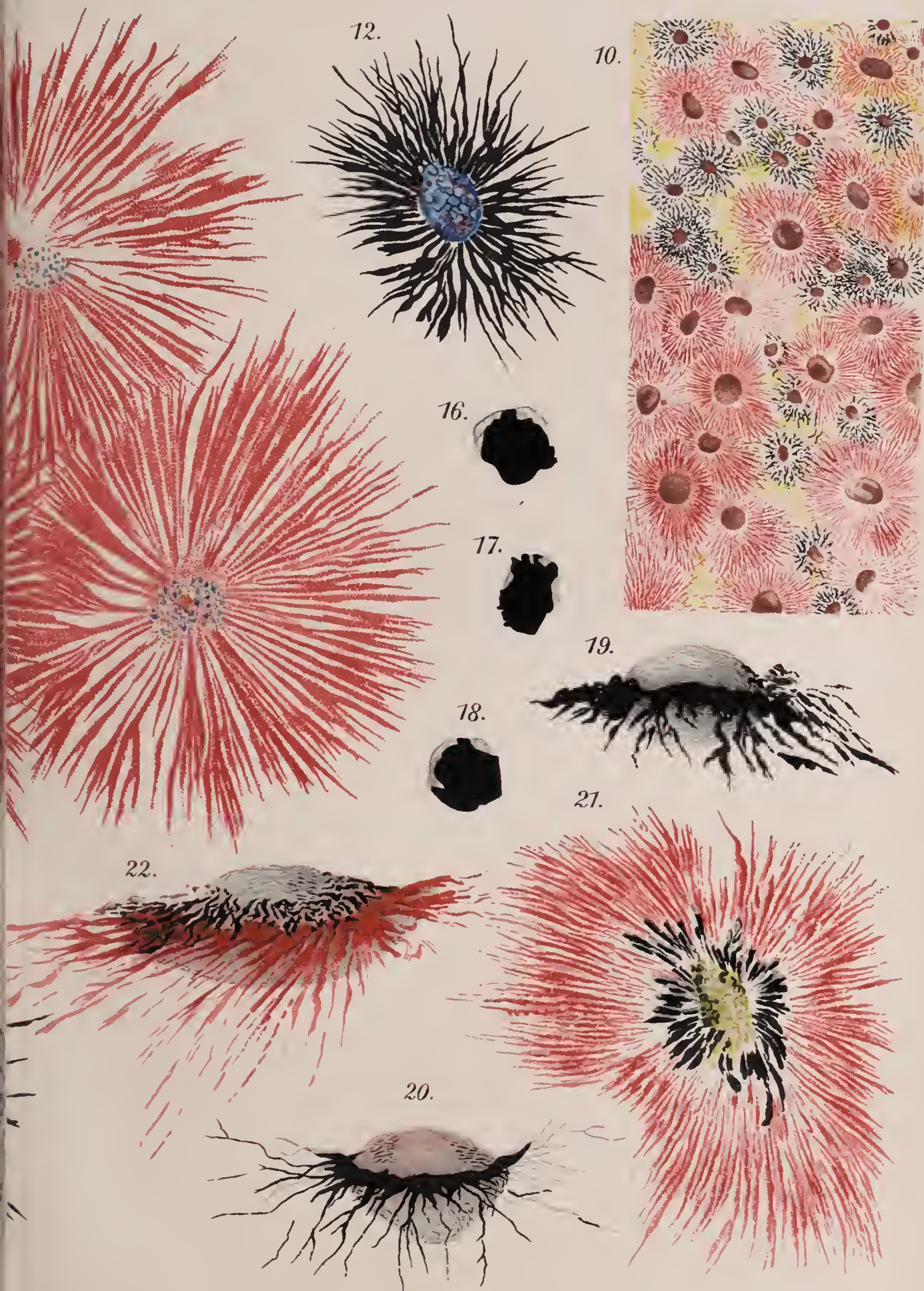


13.

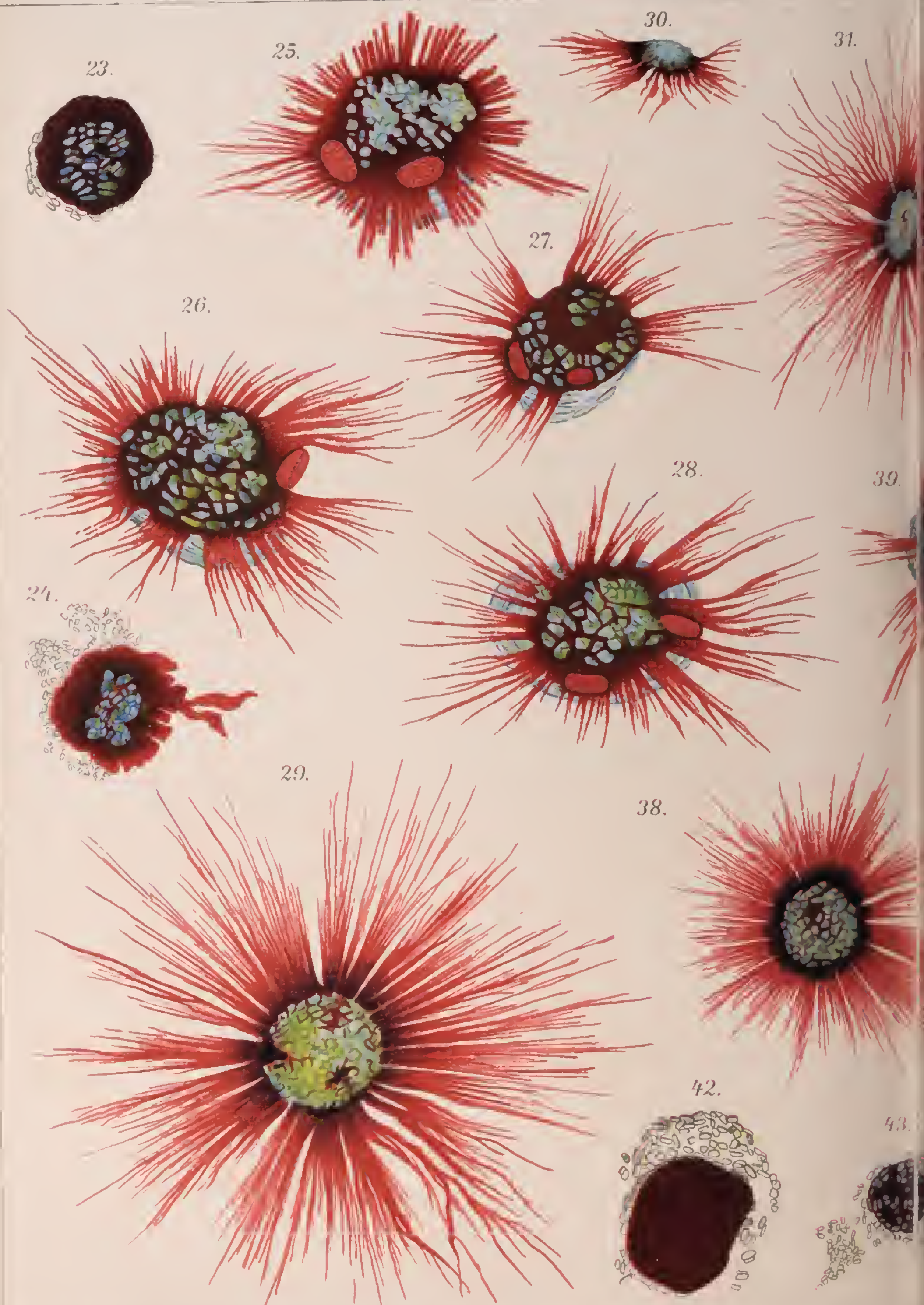


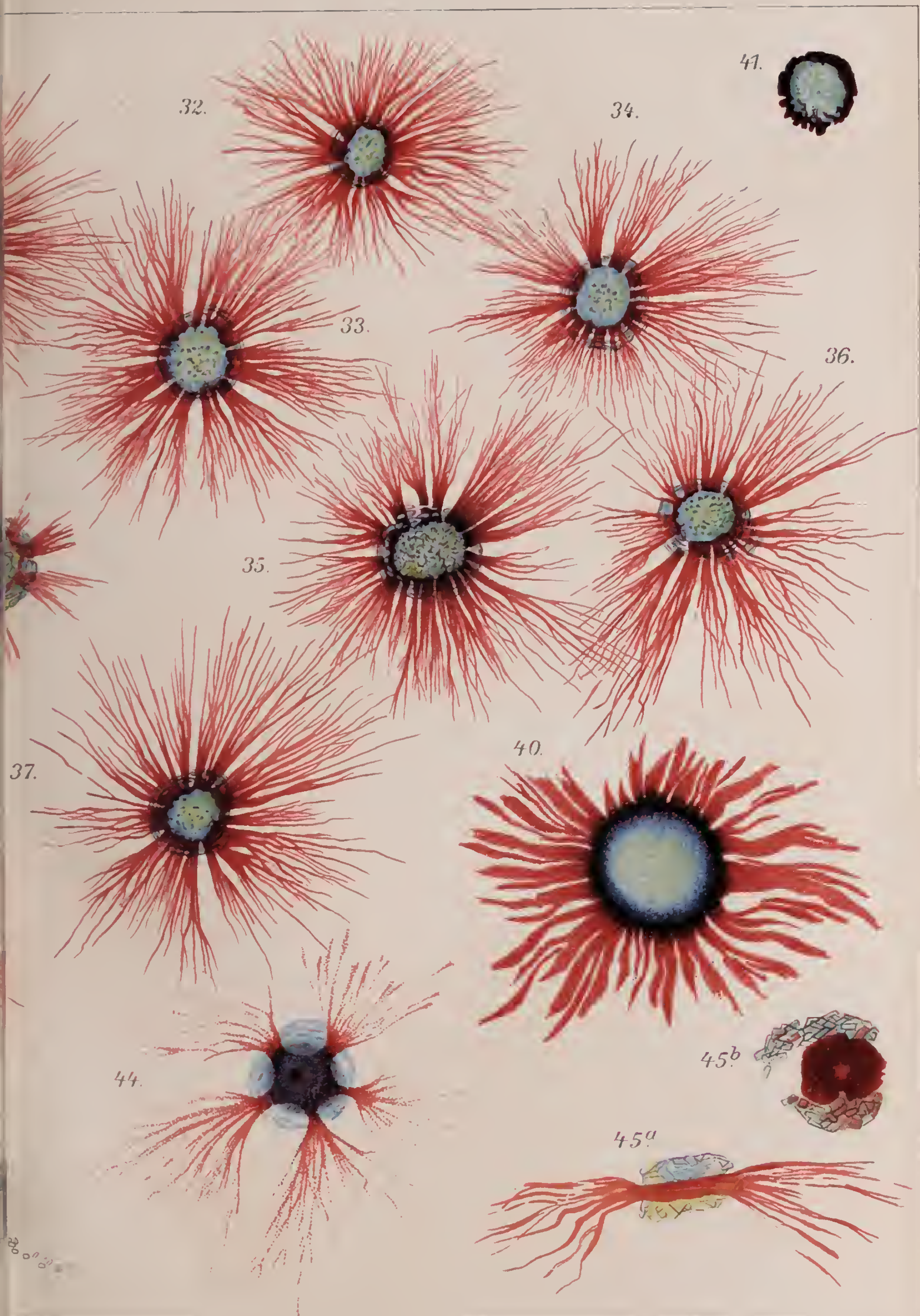
Käte Schlick gez

Verlag v Wilh



gelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.


23.
25.
30.
31.
27.
26.
28.
39.
24.
29.
38.
42.
43.



...gelmann ...

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig. 24. Das rote Pigment hat sich zum größten Teil in das Innere des Iridosoms zurückgezogen; an das Iridosom stoßen Iridocyten mit zerstreut darin liegenden Guaninkristallen unmittelbar an. ZEISS Objectiv 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 25—28. Vier Erythroiridosome mit in den Fortsätzen nur wenig ausgebreitetem Pigment. In Fig. 25, 27 und 28 sind die beiden Kerne des Erythrophoren als hellrote ovale Flecke deutlich; in Fig. 26 ist nur ein Kernfleck sichtbar. Die oberflächlichen Guaninkristalle und Gruppen von Guaninkristallen schimmern grünlich. ZEISS Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 29. Erythroiridosome mit nahezu vollständig ausgebreitetem rotem Pigment. Vergrößerung wie vorher.

Fig. 30. Erythroiridosom von der Kante gesehen. Die roten Fortsätze kommen am Rande des linsenförmigen Iridosoms hervor. ZEISS Objectiv 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 6.

Fig. 31—38. Acht Erythroiridosome mit in den Fortsätzen stark ausgebreitetem rotem Pigment. Das oval oder rundlich begrenzte Iridosom schimmert in grünlichem Glanze. Man sieht, wie am Rande des Iridosoms die roten Pigmentfortsätze hervorkommen und sich alsdann in zahlreiche, feine radiäre Äste zerlegen. ZEISS Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 6.

Fig. 39. Das rote Pigment ist nur noch in den basalen Abschnitten der Fortsätze enthalten, im übrigen aber in das Innere des Iridosoms zurückgeströmt. ZEISS Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 40. Erythroiridosom mit in die Fortsätze teilweise ausgeströmtem Pigment. ZEISS homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Kompensations-Ocular 4.

Fig. 41. Erythroiridosom mit im Innern des grünlich glänzenden Iridosoms zusammengeballtem rotem Pigment; von letzterem ragen nur noch kleine rote Spitzen am Rande des Iridosoms in die Basen der Pigmentfortsätze hinein. ZEISS Obj. 8, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 42. Erythroiridosom mit im Innern des Iridosoms zusammengeballtem rotem Pigment; in der Umgebung des Iridosoms Iridocyten mit darin zerstreuten Guaninkristallen. ZEISS homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Kompensations-Ocular 4.

Fig. 43. Erythroiridosom mit im Innern des Iridosoms zusammengeballtem rotem Pigment; in der Umgebung des Iridosoms Iridocyten mit darin zerstreuten Guaninkristallen. ZEISS Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 44. Erythroiridosom mit teilweise ausgebreitetem Pigment. Fünf Fortsätze kommen seitlich aus dem Iridosom heraus und zerlegen sich in zahlreiche radiäre ausstrahlende Äste. ZEISS Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Fig. 45a und b. Fig. 45a. Erythroiridosom mit ausgebreitetem Pigment im optischen Durchschnitt von der Kante gesehen. Die Rotzelle wird von dem kuchenartigen Iridosom eingeschlossen. Fig. 45b. Dasselbe Präparat, welches eingestellt blieb, wenige Stunden darauf. Das rote Pigment hat sich zusammengeballt und die Iridocytenmasse etwas auseinander gedrängt. ZEISS Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Kompensations-Ocular 12.

Experimentelle Zellstudien.

IV.

Geschlechtsvorgänge, Parthenogenese (normale und künstliche) und Zellenverjüngung.

Von

Prof. Dr. **Methodi Popoff,** Universität Sofia (Bulgarien).

I.

Vor etwa fünfunddreißig Jahren, als man die Protozoen noch nicht gut kultivieren konnte, war man, um sich ein Bild von den Lebenserscheinungen dieser Organismen machen zu können, auf zufällige Beobachtungen oder auf Erfahrungen von nur einige Tage lang dauernden Kulturen, angewiesen. Diese Beobachtungen haben nun immer wieder die Tatsache bestätigt, daß eine der verbreitetsten Fortpflanzungsweisen bei den Protozoen die Zweiteilung ist. Zwar hatten die wichtigen Beobachtungen von Balbiani und Bütschli speziell an den Infusorien, die Konjugation als eine andere, weit verbreitete Fortpflanzungsart entdeckt, es blieb aber der Zusammenhang zwischen diesen zwei Fortpflanzungsarten — der der Zweiteilung und der Konjugation — unaufgeklärt. Die Erforschung ihrer Reihenfolge und ihrer Wechselbeziehungen bedurfte einer weiteren Ausarbeitung und Vertiefung.

In dieses Stadium unserer Kenntnisse fällt eine wichtige Verallgemeinerung Weismanns über die Lebenserscheinungen der Protozoen. Von der Tatsache ausgehend, daß die Protozoen, speziell die Infusorien, in jeder Massenkultur sich gewöhnlich durch Zweiteilung vermehren, hat Weismann die Hypothese aufgestellt, daß diese Organismen sich ins Unendliche durch Teilung vermehren können, ohne dabei irgendwelche Schwächung ihrer Funktionen zu erleiden, oder mit anderen Worten: die Protozoen sind, von dem Hinzutreten gewaltsamer äußerer Umänderungen abgesehen, die dem Leben der Protozoen ein Ende setzen, potentiell unsterblich. Indem Weismann diese seine Auslegungen auf die Ge-

schlechtszellen der Metazoen übertrug und sie mit seinen streng durchdachten Vererbungstheorien verknüpfte, hat er weiter die These aufgestellt, daß die Geschlechtszellen der Metazoen eine durchgehende, ununterbrochene Kette darstellen, daß sie allein von allen Zellen eines Metazoenindividuums die Eigenschaften der Unsterblichkeit einer Protozoenzelle besitzen. Diese Auslegungen fanden ihren logischen Abschluß in der Aufstellung der Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas.

Die weitere Entwicklung unserer Kenntnisse über die Fortpflanzung der Protozoen war aber nicht dazu angetan, diesen geistreichen Auslegungen als Stütze zu dienen. Es sind hauptsächlich die Untersuchungen dreier Forscher, welche die biologische Seite der Fortpflanzung der Protozoen einer Klärung zugeführt haben.

Durch seine ausgedehnte und zum erstenmal ununterbrochen, jahrelang fortgeführten Kulturen von Infusorien konnte Maupas nachweisen, daß die andauernde Vermehrung durch Zweiteilung bei den Infusorien schließlich zu Mißständen in der Zelle führt, welche in der Verlangsamung der Teilungsrate, in dem Unregelmäßigwerden des Körpers und in Umänderungen im Kernapparat ihren Ausdruck finden. Diese letzte Periode des Zellenlebens, welche Maupas mit dem Altern der Metazoen verglich und sie als dégénérescence sénile bezeichnete, führt zu einem Erwachen des Konjugationstriebes in der Kultur. Unterbleibt aber aus irgendwelchen Gründen[1]) die Konjugation, so ist die Kultur dem Tode geweiht.

Die späteren Untersuchungen Calkins (Paramaecium) und R. Hertwigs (Actinosphaerium, Dileptus) haben ferner gezeigt, daß der Verlauf einer Protozoenkultur noch andere Eigentümlichkeiten aufweist, die dem französischen Forscher entgangen waren, nämlich, daß im Laufe einer Protozoenkultur noch vor der Periode der Dégénérescence sénile Maupas' oder wie sie Hertwig nannte, der Periode der physiologischen Degeneration Momente auftreten, in welchen die Lebensfunktionen der Zelle eine mehr oder weniger tiefe Störung erfahren. Das sind die Perioden, welche Calkins mit dem Namen Depressionsperioden bezeichnete. Hertwigs Untersuchungen haben weiter ergeben, daß während dieser Depressionsperioden eine Kernhypertrophie der Zelle sich bemerkbar macht.

Die von mir für die Nachprüfung dieser letzten Befunde unternommenen Untersuchungen mit dem Infusor *Stylonychia mytilus* ergaben,

---

[1]) Näheres darüber siehe in meiner Arbeit »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen«. Arch. f. Protistenkunde, Festband für R. Hertwig 1907.

daß mit der Zeit die Depressionsperioden immer tiefer und schwerer zu überwinden waren, bis sie schließlich mit dem Tode der Kultur endeten (»Depression der Protozoenzelle usw.«).

Von Interesse sind die Umänderungen der Depressionstiere, auf die ich hier kurz eingehen möchte. Während der Depressionsperioden war zu bemerken, daß die Tiere sehr träge Bewegungen ausführten, die Nahrungsaufnahme hörte vollständig auf, und die vor der Depression aufgenommene Nahrung konnte nicht vollständig verdaut werden. Nach einigen Tagen erholten sich einige Tiere von dieser schweren Funktionsstörung und vermehrten sich weiter durch lebhafte Teilung. Die morphologische Untersuchung der Depressionstiere ergab folgendes: »Der Macronucleus zeigte eine sehr starke Vergrößerung und vielfach auch eine Vacuolisierung. Die Kernform wurde allmählich unregelmäßig, gelappt, plump, bis schließlich solch ein Kern einer allmählichen Zerstückelung anheimfiel. Der Grad der Kernvergrößerung ging Hand in Hand mit der Tiefe des Depressionszustandes. In engem Zusammenhang damit fand auch eine Vermehrung der Micronuclei statt, eine Erscheinung, die nur bei der Teilung der Zelle oder während der Konjugation einzutreten pflegt.

Im Laufe der Kultur stellten sich die Depressionen häufiger und tiefer ein. Das spricht dafür, daß die Selbstregulierung der Zelle immer schwerer und ungenügender wird. Die Zelle, sich selbst überlassen, erliegt dem physiologischen Tode.

Wenn man das bisher Gesagte genau durchsieht, so erscheint der Schluß berechtigt, daß die Zelle von Zeit zu Zeit in einen Zustand von erschwerter Funktion eintritt. Diese Störung kann so stark werden, daß viele Zellen daran zugrunde gehen.

Worin liegt nun die Ursache dieses periodischen Auftretens von Depressionszuständen? Ist sie in dem Wechsel der äußeren Existenzbedingungen zu suchen, oder in den im Laufe der Generationen allmählich sich ausbildenden Mißständen, in der Zelle selbst?

Für die Beantwortung dieser Frage müssen wir die äußeren Einflüsse, denen eine gut geführte Protozoenkultur ausgesetzt ist, näher betrachten. Es ergibt sich dabei folgendes: alle die vorher erwähnten Kulturen — *Paramaecium*, *Stylonychia*, *Actinosphaerium* — werden immer auf ein und dieselbe Weise geführt; es wird dabei einer jeden Kultur immer die gleiche, peinlich gereinigte Nahrung gegeben und das Wasser in den Kulturgläschen jeden Tag gewechselt. Bei diesen Existenzbedingungen vermehren sich die Tiere eine gewisse Zeit ausgezeichnet, ohne irgendwelche Anzeichen von Schädigungen. Nach $1-1^1/_2$ monatiger starker Ver-

mehrung treten aber Funktionsstörungen der Zelle ein, die nach einer Dauer von 2—3 Tagen wieder aufhören. Die Kultur nimmt von neuem ihren normalen Verlauf. Da in allen diesen Fällen die äußeren Bedingungen gleich geblieben sind, so ist es ausgeschlossen, daß die Ursachen der Depression außerhalb der Zelle (Enriques) liegen.

Es müssen sich also infolge der langdauernden Funktion der Zelle allmählich Mißstände ausbilden, welche die Zellfunktionen zum Stocken bringen. Welcher Art sind nun diese Störungen? Die Beobachtungen an Depressionszellen können uns auch hier als Wegweiser dienen. Unterziehen wir deshalb das vorher über die Physiologie der Depressionszellen Mitgeteilte einer zusammenhängenden Durchsicht.

Während der Depressionsperiode ist eine allgemeine Sistierung der Nahrungsaufnahme zu konstatieren; die vorher aufgenommene und im Körper sich befindende Nahrung kann außerdem nicht vollkommen verdaut werden; die Synthese der lebenden Substanz kommt zum Stillstand. Gleichzeitig damit treten in der Zelle Anhäufungen von Fett-, Dottersubstanz und dergl. auf[1]).

Diese Störung der Lebensprozesse spricht für eine Abnahme der Oxydationsvorgänge in der Zelle selbst, was gleichzeitig eine Änderung der Desassimilationsprozesse zur Folge haben wird.

Sollten nun alle diese Anschauungen das Richtige treffen, so muß es möglich sein, die Depression auch experimentell hervorzurufen. Um diesen Zweck zu erreichen, würde es genügen, die Zelle in ungünstige Bedingungen für die Ausübung ihrer Lebensfunktionen zu bringen. Und zwar kann das experimentell dadurch erreicht werden, daß man die Desassimilationsprozesse in falsche Bahnen leitet, z. B. durch eine Erschwerung in der Ausscheidung der Abbauprodukte wie Kohlensäure, Ammoniak, Harnstoff usw.

Alle diese Auslegungen waren für mich maßgebend bei der von mir vorgenommenen experimentellen Nachprüfung der Frage über die Ursachen der Depression. Als Versuchsobjekt dienten die Infusorien *Stylonychia mytilus* und *Paramaccium caudatum*[2]).

Durch die Anwendung von kohlesäurehaltigem Wasser wurde bezweckt: erstens, eine Verminderung der Oxydationsvorgänge der Zelle und dadurch gleichzeitig eine Störung in der Assimilationstätigkeit derselben hervorzurufen; zweitens, hatte das Kultivieren in kohlensäure-

[1]) Näheres darüber siehe in meinen Experimentellen Zellstudien I, Abschnitt 2; Arch. f. Zellforschung, Bd. I, 1908.

[2]) Experimentelle Zellstudien III; Arch. f. Zellforsch., Bd. IV, 1909.

haltigem Wasser den Zweck, die Ausscheidung der als Desassimilationsprodukt entstehenden Kohlensäure aus der Zelle zu verhindern: durch das umgebende kohlensäurehaltige Medium sollte die Diffusion der in der Zelle gebildeten Kohlensäure erschwert werden. Denselben Zweck verfolgte ich auch bei der Kultivierung der Infusorien in Pikrin und Ammoniak.

Ohne auf Einzelheiten einzugehen, möchte ich die wichtigsten Ergebnisse dieser Experimente hier kurz wiedergeben, insofern sie für meine weiteren Ausführungen von Bedeutung sind.

Die morphologischen und physiologischen Veränderungen der Versuchstiere fielen mit denen zusammen, die bei den Depressionstieren auftreten. In beiden Fällen war eine Vergrößerung des Macronucleus über das gewöhnliche Maß hinaus zu beobachten. In beiden Fällen ist diese Vergrößerung von einer Lappung und vielfach von einer Zerstückelung des Kernes begleitet gewesen. Die Ähnlichkeit der durch die Einwirkung der Kohlensäure und des Ammoniaks erzielten Umänderungen mit denen der Depressionstiere wurde besonders durch das Verhalten der Mikronuclei erhöht. Wie ich schon erwähnt habe, ist die Aktivierung der Mikronuclei eine der auffallendsten Erscheinungen, die man an in Depression geratenen Stylonychien beobachten kann. Die Mikronuclei treten in Teilung ein und geben einer das Doppelte übersteigenden Mikronucleuszahl den Ursprung. Genau dieselben Vorgänge konnte ich auch bei den Versuchstieren beobachten. Nicht minder charakteristisch war das Verhalten des Plasmakörpers. Derselbe wurde undurchsichtig und vielfach auch stark vacuolisiert. Der Körper zeigte eine Abnahme der Größe und seine Konturen wiesen, je nach der Einwirkungszeit der Chemikalien, verschieden große Unregelmäßigkeiten auf. Bei den Stylonychien war außerdem ein Einschmelzen der Borsten zu beobachten. Alles dies sind Vorgänge, welche auch die im Depressionszustand sich befindenden Stylonychien aufweisen. Diese Umstände zusammengenommen lassen die vollkommene Übereinstimmung zwischen den von den Versuchen gezeitigten Umänderungen und den Depressionserscheinungen der Zelle klar hervortreten.

Eine besondere Besprechung verdienen die Versuche mit Harnstoff: Diese ergaben, bis auf eine einzige Ausnahme, keine positiven Resultate. Dies hatte mich seiner Zeit veranlaßt nachzuprüfen, ob wirklich die Versuchsanordnung der Fragestellung entsprochen hat. Die genaue Orientierung ergab, daß der Harnstoff als Desassimilationsprodukt bei den Protozoen noch nicht nachgewiesen worden ist. Da nun dieser Umstand für das negative Ausfallen der Versuche verantwortlich zu machen war, diente er außerdem als eine wichtige Stütze für die Annahme, daß bei den

bisher angeführten Umänderungen der Zelle bei den Versuchen mit Kohlensäure und Ammoniak es sich um spezifische Wirkungen einer bestimmten Gruppe von chemischen Agentien gehandelt hat. Für den einzigen ein positives Ergebnis aufweisenden Harnstoffversuch ist nur die Erklärung zulässig, daß es in diesem Falle zu einer Spaltung eines Teiles des Harnstoffs in Kohlensäure und Ammoniak gekommen ist, welch letzteres die erwähnten Umänderungen der Paramaecien hervorgerufen hatte. Um nun eine weitere Sicherheit in der oben ausgesprochenen Ansicht der spezifischen Wirkung der Kohlensäure und des Ammoniaks bekommen zu können, wurden Versuche vorgenommen mit Stoffen, die in dem Assimilations- und Desassimilationskreislauf der Zelle nicht aufzutreten pflegen. Bei den mit Chlornatrium, Chlormagnesium, Magnesiumsulfat und Traubenzucker vorgenommenen Versuchen konnte ich in keinem Falle Veränderungen des Kernapparates hervorrufen, die den in den vorhererwähnten Experimenten beschriebenen entsprachen. Es kam bei allen diesen längere Zeit dauernden Versuchen je nach der Versuchsanordnung die verschieden starke osmotische Wirkung der angewandten chemischen Stoffe zum Ausdruck.

Die Resultate dieser Versuche, wie auch die vorher erwähnten Beobachtungen des Verlaufes der Protozoenkulturen, berechtigen zu der Annahme, daß sich in der Zelle mit der Zeit, infolge von inneren Veränderungen der lebenden Substanz, Zustände einstellen, welche die Herabsetzung der Lebensfunktionen zur Folge haben. Jeder physiologische Prozeß birgt in sich den Keim seiner eigenen Hemmung.

Dieser periodische Wechsel von Zeiten starker Funktion und Perioden einer herabgesetzten Lebenstätigkeit ist aber nicht nur bei den einzelligen Organismen zu beobachten. Vielmehr ist er als eine allgemeine Zellerscheinung anzusehen. Zu dieser letzten Auffassung zwingen uns die Beobachtungen an vielzelligen Organismen.

So konnte HARRY MARCUS bei der Entwicklung des Thymus (Untersuchungsobjekt — die Gymnophione *Hypogeophis*) besonders in ihren letzten Perioden das Auftreten von Zellzuständen (Vergrößerung des Kernes, Lappigwerden desselben, Kernzerstückelung, anormale Mitosen usw.) feststellen, die mit denjenigen, welche man während der Depressionsperioden der Protozoen beobachten kann, in Parallele zu setzen sind. Depressionszustände bei den Gewebszellen erwähnt auch FRISCHHOLZ bei seinen Untersuchungen über die geschlechtliche Fortpflanzung von *Hydra*. Sehr wertvolle Angaben in dieser Beziehung sind auch von REICHENOW gemacht worden. Bei seinen Untersuchungen über die weitgehenden Umänderungen, welchen der Froschdarm während der Metamorphose unter-

worfen ist, hat EDUARD REICHENOW Zellzustände feststellen können, wie z. B. Vergrößerung und Zerstückelung der Kerne, Auftreten von Dotterniederschlägen im Plasma, Aufhebung der Teilungsfähigkeit der Zellen usw., die vollkommen den Umänderungen der Depressionszellen entsprechen. Diese Depressionserscheinungen führten in der Mehrzahl der Fälle zu einer ausgiebigen Degeneration in den Darmepithelzellen. Das Auftreten dieser Depression in den Darmepithelien führt REICHENOW mit Recht auf eine durch die Zusammenziehung der Mucosa- und Submuscularisschichten verursachte Störung in der Blutzufuhr zu den Darmzellenschichten zurück. Das Aufhören der Blutzirkulation wird aber nach dem oben Gesagten folgendes mit sich bringen müssen: Die Ernährung der Zellen wird herabgesetzt; noch rascher wird sich aber eine ungenügende Oxydation in der Zelle einstellen; der Mangel an Blutzirkulation wird außerdem eine Anhäufung von Desassimilationsprodukten, wie Kohlensäure, Ammoniak usw. in der Zelle nach sich ziehen, da diesen Produkten die Möglichkeit, nach außen zu gelangen, genommen worden ist. Diese Umstände führen die Zellen zu einer Depression.

Die Beobachtungen auf rein biologischem Gebiet über die Lebenskurve der Zellen und über die allmähliche Abnahme ihrer Lebensprozesse, die zu Depressionszuständen und schließlich zum Tode der Zelle führen, finden eine wichtige Stütze in den kolloidchemischen Forschungen.

Die Arbeiten von BECHHOLD, ZIEGLER, LEMANISSIER, STOFFEL u. a. zeigen, daß die Kolloide, sich selbst überlassen, im Laufe der Zeit aus inneren Ursachen einer molekularen Umgruppierung unterworfen sind, so daß ihre Eigenschaften verändert werden. So zeigen z. B. die Untersuchungen von STOFFEL (nach BECHHOLD — »Die Kolloide in Biologie und Medizin«, S. 66), daß mit der Zeit die Durchlässigkeit der Gelatine abnimmt; viele Kolloide flocken mit der Zeit aus, andere entquellen usw. Alle diese Umänderungen hängen mit dem metastabilen Zustand der Kolloide zusammen: die Kolloide haben die Neigung, mit der Zeit in stabilere Systeme überzugehen. Die Kolloide haben auf diese Weise ihre eigenartige »Lebenskurve«, deren letzter Teil mit den Alterserscheinungen der lebenden Wesen verglichen werden kann. Da die lebende Substanz (die Zelle) ein kolloides System ist, so ist anzunehmen, daß dieselbe aus inneren Ursachen allein einer andauernden Änderung unterworfen ist, welche sich in ihrer allmählichen Entquellung, in dem Undurchlässigwerden ihrer obersten Schicht (der Membran) für die Diffusionsströmungen usw. äußern würde. Die Zelle muß also, allein von der Tatsache ausgehend, daß sie ein kolloides System ist, Alterserscheinungen unterworfen sein. Durch die Kolloid-

forschung wird das Problem der Lebenskurve der Zelle, ihres Alterns und Todes, der exakten wissenschaftlichen Untersuchung zugänglich. »Das Altern ist bisher hauptsächlich als rein biologisches Phänomen aufgefaßt worden. Meines Erachtens könnte es gelingen, mit den Methoden der exakten Wissenschaft an die Frage heranzutreten ...« »Wir sahen, daß eine rasch erstarrte Gelatine anfangs leicht durchgängig für Kristalloide ist, mit der Zeit aber ihren Widerstand vergrößert; so dürfen wir auch annehmen, daß in jungen Organen (frischen Membranen) der Stoffaustausch durch Diffusion rascher erfolgt; die Verminderung der Elastizität, eine der charakteristischen Erscheinungen des Alterns, können wir an alternder Gelatine zahlenmäßig verfolgen.« »Mit dem Altern geht eine Entquellung einher, die bereits im intrauterinen Leben beginnt. Im dritten Fötalmonat beträgt beim Menschen der Wassergehalt 94%, bei der Geburt 69—66%, beim Erwachsenen 58%. Im allgemeinen können wir sagen, daß die Organkolloide mit dem Altern ihre Quellbarkeit vermindern, dies gilt sowohl für den tierischen Organismus, der sich im Alter wasserärmer erweist, wie für den pflanzlichen (dürre Blätter, Verholzung).« (Bechhold, »Die Kolloide in Biologie und Medizin«, S. 67.)

Die hier kurz wiedergegebenen Resultate der kolloidchemischen Forschungen dienen als wichtige Stütze für die Auffassung, daß die Zelle, sei es auch die Protozoenzelle, nicht unsterblich, sondern naturgemäß Alterserscheinungen und dem Tode unterworfen ist. Das Altern der Zelle ist, abgesehen sogar von ihren Lebensfunktionen, deren Ausübung mit der Zeit zu physiologischen Störungen führen würde, eine in dem Kolloidzustand der Lebendensubstanz bedingte Erscheinung, die sich mit der Zeit, ohne Hinzutreten von irgendwelchen äußeren Einflüssen, automatisch einstellen wird.

Wenn nun die Zellen einer Protozoenkultur mit der Zeit unfehlbar einer Depression unterliegen, wie wird dann trotzdem die Generationsfolge der einzelnen Protozoenarten fortgeführt?

In einer meiner früheren Arbeiten (»Depression der Protozoenzelle usw.«) habe ich durch die Beobachtung der Veränderungen, die sich während der Depressionsperioden bei *Stylonychia* und *Paramaecium* abspielen, die Anschauungen Maupas und Hertwigs, daß sich die Konjugationsepidemien nur in Zeiten tiefer Depression einzustellen pflegen, zu stützen gesucht. Diese Beobachtungen erlaubten eine weitgehende Parallele — analoge Umänderungen des Plasmakörpers, Teilung und Vermehrung der Zahl der Mikronuclei, Vergrößerung und Zerstückelung des Makronucleus usw. — zwischen den Umänderungen, die sich in dem De-

pressions- und Konjugationszustand abspielen, zu ziehen. Halten wir uns einen Augenblick bei diesem letzten Punkt auf, um genauer zu sehen, was für Veränderungen die gebräuchlichen Konjugationsmethoden in der Zelle hervorrufen und ob sie zugunsten der gegebenen Auslegung sprechen, d. h. ob die Umänderungen vor der Konjugation und während der tiefen Depression in ursächlichem Zusammenhang stehen.

Die allgemein bekannte Methode ist die von MAUPAS. Sie besteht darin, daß man Infusorien, welche lange Zeit vorher reichlich ernährt wurden, auf einmal hungern läßt. MAUPAS konnte über die theoretische Begründung dieser seiner auf empirischem Wege aufgestellten Methode nicht ins klare kommen. Nunmehr können wir dies, dank der Untersuchungen HERTWIGS und seiner Schüler. Die Versuche KASANTJEFFS an Paramaecien zeigten nämlich, daß durch das Hungernlassen der Tiere eine abnorm starke Zunahme des Kernes herbeigeführt wird. Die Beobachtungen und Experimente von R. HERTWIG an *Actinosphaerium* und anderen Protozoen haben außerdem eine der Ursachen der Depression im übermäßigen Wachstum des Kernes im Verhältnis zum Protoplasma durch starke Fütterung nachgewiesen[1]). Die durch eine übermäßige Ernährung zu tiefen Depressionen neigenden Kulturen werden deshalb durch den Hunger sofort an den Rand einer Depression gebracht. In diesem Zustand tritt die Konjugation ein (siehe auch PRANDTL, »Die Konjugation von *Didinium nasutum*«). R. HERTWIG fand ferner bei *Didinium*, daß die Konjugationsepidemien bei fortgesetzter Kultur an Intensität zunehmen und kurz vor dem Eintritt von tiefen Depressionszuständen ihren Höhepunkt erreichen.

Durch die erwähnte Konjugationsmethode werden die Tiere sprungweise an den Rand einer Depression gebracht, einer Depression, die sie bei normalem Verlauf erst viel später, vielleicht nach ein paar Monaten erreicht hätten.

Daß dieser durch Beobachtungen an Infusorienkulturen erbrachte Beweis für die Koinzidenz der Perioden tiefer Depression und dem Eintreten der Konjugation eine Berechtigung hat, beweisen außerdem die vorher referierten Versuche mit Kohlensäure, Ammoniak usw.

Die Untersuchungen von BÜTSCHLI, MAUPAS, HERTWIG, PRANDTL, POPOFF u. a. über die Konjugation der Infusorien haben von morphologischer Seite aus festgestellt, daß bei der Konjugation den Um-

1) M. POPOFF, 1) Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen; 2) Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypinum*; 3) Experimentelle Zellstudien III.

änderungen der Mikronuclei eine große Rolle zukommt. Die bis dahin in Ruhe sich befindenden Mikronuclei fangen an, sich zu teilen und führen nach zwei aufeinanderfolgenden Teilungen zu einer Vervierfachung der Mikronucleuszahl. Dieser Umstand zeigt, wie ich in meinen experimentellen Zellstudien III ausgeführt habe, den Weg, auf dem es möglich wäre, zu einem Verständnis der bei der Einwirkung von Kohlensäure und Ammoniak aufgetretenen Umänderungen der Mikronuclei zu gelangen.

Wenn man die starke Vermehrung der Mikronuclei bei den Versuchstieren beobachtet, so fällt gleich die große Ähnlichkeit auf, welche alle diese Prozesse mit den bei der Konjugation zu beobachtenden Umänderungen des Kernapparates besitzen. Bei *Stylonychia* konnte eine Vermehruug der Mikronuclei bis auf 15 und bei *Paramaecium* eine ansetzende Steigerung der Mikronucleuszahl auf vier festgestellt werden (Experim. Zellstudien III).

Die Umänderungen, die in der Beschaffenheit der Pellikularschicht und des Plasmas stattfinden, sind nicht minder charakteristisch. Wie bekannt findet bei den Konjugationstieren eine Erweichung der Pellikularschicht statt, welche mit einem Klebrigwerden derselben verbunden ist. Dieser Umstand ermöglicht das Zusammenkleben und Verschmelzen der Konjuganten. Genau solche Umänderungen waren, wie schon erwähnt, auch bei den Versuchstieren zu beobachten. Die Tiere wurden am Ende des Versuches so klebrig, daß sich das Plasma in vielen Fällen zu einem Faden ausziehen ließ. Nimmt man noch das Aufhören der Teilung und der Nahrungsaufnahme, wie auch das Auftreten dotterähnlicher Anhäufungen bei den in der geschlechtlichen Fortpflanzung sich befindenden Protozoen (Actinosphaerien — R. Hertwig) hinzu, so wird die Ähnlichkeit der beobachteten Erscheinungen mit den Prozessen, welche sich bei der Konjugation der Infusorien abspielen, noch größer. In beiden Fällen haben wir zwei in Parallele stehende Umwandlungsprozesse vor uns.

Alles dies zusammen genommen zeigt zur Genüge, daß dem Auftreten der Konjugation innere Veränderungen der Zelle vorangehen müssen, oder präziser ausgedrückt — daß die Konjugation ein Ausfluß des physiologischen Zustandes der Zelle ist. Die Konjugation hat ihre Ursachen in einem bestimmten inneren Zustand der Zelle und stellt ein unumgängliches Glied in dem Lebenslauf der Infusorien dar.

Durch den Konjugationsprozeß wird eine vollkommene Umwälzung in der Zelle herbeigeführt und dieselbe wieder assimilationsfähig gemacht. Der Konjugationsvorgang ist deshalb als ein regulatorischer Prozeß aufzufassen. Er hat als solcher einen Sinn nur bei Zellen, welche sich in abnormem Zustand in bezug auf die Lebensvorgänge befinden, d. i. bei

Zellen in tiefer Depression. Dies erklärt, warum die Neigung zur Konjugation erst mit dem Altwerden der Kultur sich einstellt und ferner, warum die öfters angewandten Eingriffe zur Herbeiführung der Konjugation einen Erfolg nur bei solchen Kulturen haben.

An der Hand der hier entwickelten Anschauungen würde der Lebenslauf einer Protozoenkultur der folgende sein:

Die Untersuchungen Maupas' an Infusorien, diejenigen Hertwigs an Infusorien und besonders an *Actinosphaerium*, ferner die Untersuchungen Calkins usw. und auch die Ergebnisse meiner Untersuchungen zeigen, daß die Protozoenkulturen von einem Ausgangstier beginnend, nach einer gewissen, je nach den Arten verschieden großen Zahl von Generationen in so tiefe Depressionszustände eintreten, daß die entstandenen Defekte nicht mehr durch Selbstregulation rückgängig gemacht werden können; sich selbst überlassen sterben solche Kulturen an Erschöpfung aus, sie entgehen dem Tode nicht. Alle Zellen dieser Infusoriengeneration bewahren aber infolge ihres vollkommen selbständigen Lebens sämtliche Funktionen, welche für das Leben eines freien Zellorganismus unentbehrlich sind, intakt: die Funktion der Nahrungsaufnahme, der Assimilation, der Bewegung usw. und schließlich die Funktion der geschlechtlichen Fortpflanzung. An dem tiefen Depressionspunkt ihrer Existenz angelangt, besitzen daher alle Zellen einer Infusorienzucht die Fähigkeit, dem Tode zu entgehen. Dies wird erreicht durch die Konjugation. In diesen bis zum letzten Moment durch Zweiteilung sich fortpflanzenden, agamen Generationen, welche dem Soma eines Metazoenindividuums, wie dies schon Minot, Maupas und Hertwig im Gegensatz zu Weismann hervorgehoben haben, vergleichbar sind, erwacht der Geschlechtstrieb, — das Soma schwindet auf einmal und die ganze Zucht verwandelt sich in ein Geschlechtsindividuum, welches ausschließlich aus Zellen im Depressionszustand bzw. aus Geschlechtszellen besteht.

Stellen wir uns jetzt vor, daß die sich teilenden Infusorien nicht auseinandergehen, sondern fest verbunden bleiben, so wird ein vielzelliger Organismus entstehen. Verfolgen wir näher die Genese eines Metazoenindividuums. Die, je nach den Umständen, befruchtete oder unbefruchtete (parthenogenetische) Eizelle, welche einem exkonjugierten Ausgangsinfusorium entsprechen würde, erzeugt durch fortgesetzte vegetative Vermehrung (Zweiteilung) tausende und abertausende von Zellen, die, anstatt auseinanderzugehen, fest in Geweben verbunden bleiben. Letzteres ist der Grund, warum man mit Faktoren zu rechnen hat, welche die Unterschiede bedingen, die zwischen einer Protozoenzellgenerationsfolge und

einem Metazoenorganismus bestehen, — auf dessen Erläuterung ich jetzt eingehen will.

Jedes Zusammenleben der Zellen ist mit einer Arbeitsteilung bei Verrichtung der Lebensfunktionen verbunden. Die Ursachen dieser Arbeitsteilung liegen sowohl in den Beziehungen der Zellen zueinander, wie auch zur Außenwelt. Je nach der Lagebeziehung zu letzterer übernehmen einige Zellen oder ganze Zellverbände das Empfangen der Reize, welche auf den Organismus einwirken (Sinneszellen und Sinnesepithelien), andere übernehmen die Atmungsfunktion, wieder andere die Verdauung usw. Hand in Hand mit dieser Arbeitsteilung und Spezialisierung in Verrichtung nur einiger Funktionen geht eine Einschränkung in der allgemeinen Leistungsfähigkeit der Zelle. Sie ist nicht mehr fähig, allen denjenigen Funktionen zu genügen, welche die freie Protozoenzelle allein verrichten kann. Das Leben der einzelnen Gewebszellen und der ganzen Gewebeart ist ohne den Zusammenhang zum ganzen Organismus unmöglich. Auf die verschiedenen Mittelstufen, welche sich besonders in den Kolonie bildenden Flagellaten — *Eudorina*, *Volvox* usw. — auffinden lassen, Mittelstufen, welche die allmähliche Spezialisierung und Einschränkung der Funktionen der Gewebszellen zeigen, will ich nicht eingehen. Diese Sachen sind zu bekannt, um hier nochmals erwähnt zu werden.

Wie jede Zelle, geraten auch die Gewebszellen infolge des andauernden Ausübens ihrer Funktionen in Depressionszustände (Experim. Zellstudien I u. III; Depression der Protozoenzelle usw.). Schließlich aber werden die Defekte der fortdauernden Funktion so stark, daß die Selbstregulation nicht mehr imstande ist, die Zelle aus der tiefen Depression zu retten. Da die einseitige Spezialisierung der Gewebszellen sie des gründlichsten Mittels zu einer Regeneration, des Konjugationsvorgangs, beraubt hat, erliegen diese Zellen unfehlbar der Depression.

In jedem Metazoenindividuum bleiben aber, oft schon von der ersten Teilung der Eizelle an, Zellen bewahrt, welche in keinen Gewebeverband eintreten und an der Ausübung der verschiedenen Funktionen des Organismus keinen Anteil nehmen. Die besondere Stellung dieser Zellen ermöglicht es ihnen, daß sie der Zellspezialisierung entgehen und dadurch die Funktionen einer Protozoenzelle vollkommen beibehalten. Diese Zellen sind die Geschlechtszellen. Am Ende ihres Lebens treten diese Zellen aus dem lockeren Verband, in dem sie sich früher befanden, heraus und leben als ganz freie Zellen weiter. Wie jede Zelle, so werden auch die Geschlechtszellen im Laufe ihrer fortgesetzten Vermehrung und ihres Wachstums in Zustände geraten, in welchen das normale Ausüben der Lebensvorgänge gestört sein wird. Nach dem Vorausgegangenen wird die

Lebenskurve einer Generationsfolge von germinativen Zellen, d. h. allen germinativen Zellen eines Metazoenindividuums analog der Lebenskurve einer Protozoenzucht verlaufen.

In meinen früheren Arbeiten (Depression der Protozoenzelle; Experimentelle Zellstudien I u. III) habe ich eingehend auf diejenigen Momente bei der Entwicklung der Geschlechtszellen hingewiesen, die sich als Depressionszustände auffassen lassen. Ich werde sie hier kurz erwähnen, da sie für unsere späteren Ausführungen von Bedeutung sind.

In der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen treten von Zeit zu Zeit Zustände ein, die durch gelappte Kerne charakterisiert sind. Die Ähnlichkeit dieser letzteren mit den gelappten Depressionskernen eines Infusors ist geradezu überraschend. In beiden Fällen trennen sich ganze Stücke vom Kern ab, um nachher im Plasma resorbiert zu werden. Noch auffallender sind diese Zustände während der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen zu beobachten. Als Folge solcher Erschwerung der Funktionen habe ich in einer meiner früheren Arbeiten (Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 70) auf die massenhafte Degeneration von Zellen hingewiesen, die immer nach bestimmten Stadien, nämlich nach der Synapsis, dem Dyctienstadium und vor der Reifung der Eier auftreten, die ich unter dem Namen Degenerationswellen zusammenfaßte. Das periodische Auftreten der Degenerationswellen fällt nämlich mit der Zeit zusammen, in welcher die Geschlechtszellen sich vor mißglückten Teilungen befinden. Auf den interessanten Moment einer abortiven Teilung während der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen — am Ende der Synapsis und zu Anfang des Leptotaenstadiums — hat zuerst R. Hertwig hingedeutet. Als Stütze zu dieser letzten Auffassung habe ich auf das häufige Auftreten von echten Mitosen gerade während dieser Wachstumsstadien der Geschlechtszellen hingewiesen. Diese ausnahmsweise auftretenden Teilungen bei dem Ovocytenwachstum sind Erscheinungen von einer tieferen Bedeutung. Sie sind sozusagen Wegweiser, welche noch den ungestörten Verlauf dieser Vorgänge, wie sie sich abspielen sollten, zeigen.

Die auffallendste Erscheinung der Funktionsstörung der Geschlechtszellen ist aber die Dotterbildung. Diese immer nur aus dem Zweckmäßigkeitsprinzip erklärten Erscheinungen habe ich versucht (Experim. Zellstudien I) in einen anderen Zusammenhang zu bringen, und ihr Auftreten vom physiologischen Standpunkt aus verständlich zu machen gesucht. Wenn man nämlich den Zeitpunkt des Auftretens dieser »Reservestoffe« berücksichtigt, so fällt es auf, daß er immer in Perioden einzutreten pflegt, in welchen die Zellen unter Erschwerung ihrer Zellfunktionen zu leiden

haben (Experim. Zellst. I). Die während dieser Periode der Zelle von außen zugeführte Nahrung kann infolgedessen nicht mehr weiter zu lebender Substanz synthetisiert werden und bleibt als eine niedrige synthetische Stufe im Plasmakörper liegen[1]). Als Stütze für diese Erklärungsweise habe ich nicht allein die vielen aus der pathologischen Anatomie bekannten Fälle von Fett-, Dotterbildung usw. bei den in Funktionsstörung sich befindenden Zellen angeführt, sondern auch das verfrühte Einsetzen der Dotterbildungsprozesse bei den Geschlechtszellen, sobald diese letzteren durch irgendwelche ungewöhnlichen Entwicklungszustände (Ernährungsstörung usw.) früher als normal in Depression geraten. Solch einen Fall haben wir im Bidderschen Organ der Bufoniden. Bei der Entwicklung dieses Organs kommen die Geschlechtszellen infolge von Entwicklungsstörungen nicht über das Synapsisstadium hinaus. Eine Folge davon ist, daß die Ablagerung der Dotter in Form von großen Dotterschollen in einer viel früheren Periode auftritt, als dies normalerweise der Fall ist.

Alle diese Prozesse sind Anzeichen von einer immer tiefer einsetzenden Störung der Funktionen der Geschlechtszellen. Das Wachstum der Zelle hört schließlich auf. Die Zelle gelangt in eine tiefe Depression. Die Zelle wird »reif«, wie man sagt, der Organismus selbst »geschlechtsreif«.

Die Parallele zwischen der Lebenskurve der Geschlechtszellen mit derjenigen der Infusorienzucht ist in die Augen springend. Wie dort die Konjugationsepidemien immer in tiefen Depressionszuständen eintreten, gerade so tritt bei den Metazoen der Geschlechtstrieb nur dann ein, wenn die Geschlechtsprodukte in einen Zustand von Funktionsstörung gekommen sind. Dort wie hier gibt es einen sicheren Ausweg aus diesem Zustande, das ist der der Konjugation. Sich selbst überlassen stirbt die Geschlechtszelle an »dégénérescence sénile« ab, sie erliegt dem physiologischen Tode.

Die Parallele geht noch weiter. Ebenso wie bei den Protozoen die Konjugationen zwischen Zellen von ein und derselben Zucht, wegen der einseitigen Differenzierung vermieden werden, und selbst, wenn sie zustandekommen, von nicht lange dauerndem verbessernden Einfluß auf die Zellen sind, genau so werden bei den Metazoen die Konjugationen zwischen Zellen von ein und derselben Zellgenerationsfolge, d. h. bei Hermaphroditismus, vermieden.

Alle diese Betrachtungen führen zu dem Schluß, daß die Geschlechtszellen im Moment der Geschlechtsreife nicht die funktionell normalsten

[1]) Über den Anteil der im Plasma liegenden Chromidien bei der Dotterbildung ist näheres in den Experim. Zellst. I zu finden.

Zellen eines Organismus sind, sondern daß sie Zellen sind, welche sich in abnormen Funktionszustand, d. h. in Depression, befinden. Auch bei den Metazoen, ebenso wie das bei der Infusoriengenerationsfolge der Fall ist, hat die Konjugation als ein Umregulierungs-, als ein Verjüngungsprozeß aufgefaßt nur einen Sinn, wenn es sich um in abnormen Zustand geratene Zellen handelt.

Diese Ausführungen zeigen aber, daß auch die zweite Schlußfolgerung Weismanns — bezüglich der Unsterblichkeit der Geschlechtszellen hinfällig ist.

Die Untersuchungen von Siebold, Leuckart u. a. in den fünfziger Jahren des vorigen Jahrhunderts haben gezeigt, daß es Tiere gibt, deren Eier ohne vorausgegangene Befruchtung zur weiteren Entwicklung fähig sind. Man nannte diese Art von Fortpflanzung Jungfernzeugung oder Parthenogenese. Die weiteren Untersuchungen haben gezeigt, daß in den meisten Fällen, heute können wir schon sagen fast in allen Fällen, die parthenogenetische Fortpflanzung nach einer verschieden großen Zahl von Generationen durch geschlechtliche Fortpflanzung abgelöst wird. Diese Verhältnisse, welche besonders klar bei den Daphnoiden, Aphiden, Rotatorien usw. zutage treten, benutzte Weismann, um seine Lehre von der cyclischen Fortpflanzung aufzustellen. Unter cyclischer Fortpflanzung verstand er das regelmäßige Ablösen der parthenogenetischen Fortpflanzung, nach einer gewissen Zahl parthenogenetischer Generationen, durch die geschlechtliche Fortpflanzung. Die cyclische Fortpflanzung stellt somit eine Art Heterogonie dar. Von der Beobachtung ausgehend, daß das Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung (mit Dauereiern) mit den zur Erhaltung der Art in ungünstigem Sinne eintretenden Veränderungen der äußeren Bedingungen zusammenfällt, betrachtet Weismann die cyclische Fortpflanzung als Anpassungserscheinung an die wechselnden äußeren Bedingungen. Die bei günstigen Nahrungs- und Temperaturverhältnissen rasch aufeinanderfolgenden parthenogenetischen Generationen sollen eine zweckmäßige Einrichtung für die schnelle Verbreitung der Art darstellen. Mit Eintritt der Kälte und des Nahrungsmangels soll diese Vermehrungsweise aufhören; sie soll durch die langsam verlaufende geschlechtliche Fortpflanzung ersetzt werden. Anfangs mit dem Wechsel der äußeren Existenzbedingungen in kausalem Zusammenhang stehend, soll sich diese Fortpflanzungsweise durch die natürliche Zuchtwahl allmählich unabhängig von den äußeren Einflüssen gemacht haben und zur festen Einrichtung geworden sein.

Gegen diese Auffassung Weismanns sind wichtige Einwände erhoben

worden, durch welche sie unhaltbar wurde. Ich muß sie in Kürze erwähnen, da sie für unsere weiteren Auseinandersetzungen von Belang sind.

Die Untersuchungen von MAUPAS und NUSSBAUM zeigten unzweideutig, daß die Temperatur und die Ernährung Faktoren sind, welche die Wirkung haben, die parthenogenetische Fortpflanzung bei den Rotatorien durch die geschlechtliche abzulösen. Maßgebend für das Auftreten der letzteren ist die niedrige Temperatur (MAUPAS) und der Hunger (NUSSBAUM).

Ferner fand DE KERHERVE bei den Daphnoiden, daß die mangelhafte Ernährung als Reiz wirkt, welcher das Ablösen der parthenogenetischen Fortpflanzung mit der geschlechtlichen herbeiführt. Besonders unzweideutige und einheitliche Resultate, welche Rolle die Temperatur und die Ernährung bei dem Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Daphnoiden spielen, haben die Experimente AL. ISSAKOWITSCHS ergeben. An Kulturen der Daphnide *Simiocephalus vetulus* hat er gefunden, daß bei günstigen Existenzbedingungen (Temperatur 25° und reichliche Ernährung) fortdauernd parthenogenetische Generationen entstehen. Dabei hat er beobachtet, »daß, je länger die Tiere sich parthenogenetisch fortpflanzen, desto größer in ihnen die Tendenz, zur geschlechtlichen Fortpflanzung überzugehen, wird und desto leichter kann man sie durch eine geeignete Maßregel dazu veranlassen.« Die parthenogenetische Entwicklung wird durch die geschlechtliche abgelöst, wenn man Tiere von der oben erwähnten Kultur (25° C) in Kälte (8° C) bringt, oder sie hungern läßt. Ferner haben die Versuche gezeigt, daß nach vier Monate lang geführter, immer parthenogenetisch sich fortpflanzender Kultur schließlich Tiere erzeugt werden, deren Eier nicht mehr imstande sind, sich parthenogenetisch weiter fortzupflanzen. »Die Eier wurden ja gegen Ende der Kulturen entwicklungsunfähig, zerfielen im Brutraum.« Der Verfasser schließt daraus: »im Eierstock waren also durch die zu stark ausgezogene Parthenogenesis Mißstände eingetreten«.

Die Untersuchungen ISSAKOWITSCHS wurden im allgemeinen von denjenigen PAPANIKOLAUS bestätigt und erweitert. Er konstatierte nicht nur ein Altern der Kultur von Generation zu Generation, sondern auch ein Altern der Nachkommen eines und desselben parthenogenetischen Weibchens. Die künstlichen Angriffe zur Unterbrechung der parthenogenetischen Fortpflanzung hatten einen desto sichereren Erfolg, je weiter die Tiere in der Generationsfolge standen.

Sehen wir, wie diese auffallenden Erscheinungen über die Natur der Geschlechtszellen von dem von mir vertretenen Standpunkt aus aufzufassen sind, und ob dadurch die cyclische Fortpflanzung dem Verständnis näher gerückt werden kann.

Der Begriff einer cyclischen Fortpflanzung verlangt es, daß nach einer je nach den Arten wechselnden Zahl parthenogenetischer Generationen Geschlechtsprodukte entstehen, welche unbedingt für ihre weitere Entwicklung der Befruchtung bedürfen. Tritt dieser letzte Vorgang nicht ein, so zerfallen die Eier. Wie sind nun diese Tatsachen aufzufassen? — Das von einem befruchteten Ei entstandene parthenogenetische Weibchen besteht, wie jedes Metazoon, aus vielen durch Teilung des Eies entstandenen Zellgenerationen, welche sich nach den schon früher besprochenen Prinzipien der Gewebedifferenzierung in somatische und germinative Zellen sondern. Lenken wir unsere Aufmerksamkeit auf die germinativen Zellen. Nach einer gewissen Zahl fortlaufender Teilungen entstehen Zellen, welche sich durch einen enorm großen Kern auszeichnen. Die Teilung kommt für kurze Zeit zum Stillstand. Die Zelle ist in einen abnormen Funktionszustand geraten. Diese Zellen sind die parthenogenetischen Eier. Sie werden frei. Durch eine Umwälzung im Kernapparat (Richtungskörperbildung, R. Hertwig) und wahrscheinlich durch andere Selbstregulationsprozesse kehrt die Zelle nach einer gewissen Zeit wieder in den normalen Zustand zurück und die Teilung beginnt von neuem. Es wird eine neue Reihe von Zellgenerationen gebildet, welche nach den früher erwähnten Prinzipien wieder eine Einteilung in somatische und germinative Zellen eingehen werden. Diese rege Zellvermehrung mit reichlicher Nahrungszufuhr führt schließlich wieder zu einer Depression der germinativen Zellen. Es entstehen parthenogenetische Eier, welche durch Umwälzung in dem Kernapparat wieder in normalen Zustand zurückkehren und zum Ausgangspunkt für neue parthenogenetische Generationen werden usw. Der Prozeß wiederholt sich mehrmals. Diese fortdauernden Depressionen, welche je eine parthenogenetische Generation kennzeichnen, führen schließlich gegen Ende der Kultur zu Zuständen, welche die weitere parthenogenetische Fortpflanzung unmöglich machen. Die Selbstregulation des Eies ist nicht imstande, es von neuem zu beleben. Sich selbst überlassen, stirbt das Ei unter Zerfallserscheinungen des Kernes. Ein Ausweg bleibt den germinativen Zellen, d. i. die geschlechtliche Fortpflanzung.

Die parallele, welche sich durch die Aufeinanderfolge der Erscheinungen bei der cyclischen Fortpflanzung mit dem Verlauf einer Protozoenkultur ergibt, ist auffallend. In beiden Fällen treten nach einer gewissen Zahl von durch Selbstregulation der Zellen rückgängig gemachten Depressionen schließlich Zustände ein, die zu so tiefen Depressionen führen, daß deren Defekte durch Selbstregulation nicht mehr überwunden werden können. In dieser Periode tritt der Konjugationstrieb ein.

Die Parallele geht aber noch weiter. Wie bei einer Infusorienkultur durch energisches Eingreifen (Hunger, langdauernde chemische Einmischungen usw.) das Abnormwerden der Zelle rascher herbeigeführt wird und dadurch die lange Reihe von Zellgenerationen, welche bei normalen Existenzbedingungen (gleichbleibende Temperatur, reichliche Nahrung usw.) durchlaufen werden muß, auf ein Minimum verkürzt werden kann, so ist es auch mit der cyclischen Fortpflanzung. Hier auch kann durch die Einwirkung von Hunger usw. die parthenogenetische Fortpflanzung gleich durch die geschlechtliche abgelöst werden.

Bei der Protozoenzelle (Infusorien) habe ich, wie erwähnt, versucht, durch Einwirkung mit Desassimilationsprodukten die Zelle in abnormen Funktionszustand zu bringen und dadurch Veränderungen erzielt, welche mit den bei den konjugierenden Infusorien auftretenden übereinstimmen. Von demselben Gedankengang ausgehend unternahm ich ähnliche Versuche auch mit parthenogenetisch sich fortpflanzenden Daphnien, um auf diese Weise die Richtigkeit meiner oben gegebenen Erklärung über die cyclische Fortpflanzung zu prüfen. Diese Versuche, schon im Jahre 1910 unternommen, konnten durch Ungunst der Verhältnisse bis jetzt nicht genügend ausgearbeitet werden; die vorläufig gewonnenen Resultate aber lassen erkennen, daß es möglich ist, durch eine langdauernde (2—3 Tage) Einwirkung auf die parthenogenetischen Eier mit Zelldesassimilationsprodukten (Ammoniak, Kohlensäure usw.) die parthenogenetische Fortpflanzung durch die geschlechtliche abzulösen. Es kann somit auch hier, wie dies mit den Protozoen der Fall war, ein Sprung in der Entwicklung erzielt werden.

Die Schlüsse, welche sich von diesen Betrachtungen über die cyclische parthenogenetische Fortpflanzung ziehen lassen, sind folgende:

1. Die parthenogenetischen Eier sind germinative Zellen, welche sich im Depressionszustand befinden. Dieser Zustand ist aber solcher Natur, daß er durch die Selbstregulation der Zelle rückgängig gemacht werden kann.

2. Durch die sich wiederholenden Depressionen, welche je eine parthenogenetische Generation bezeichnen, werden schließlich die Defekte der Zelle so tief, daß diese sich durch Selbstregulation nicht mehr erholen kann: sie stirbt ab, wenn sie sich nicht konjugiert.

3. Es besteht ein weitgehender Parallelismus zwischen dem Verlauf eines Fortpflanzungscyclus (parthenogenetische Fortpflanzung mit darauffolgender geschlechtlicher Fortpflanzung) und einer Protozoengenerationsfolge.

4. Eine cyclische Fortpflanzung, wenn auch nicht ganz im Sinne

WEISMANNS, existiert. Die Ursachen dieser Fortpflanzungsart sind diejenigen, welche jede lebende Zelle beherrschen, mit der andauernden Funktion derselben eng verknüpft sind und zu dem wellenförmigen Verlauf der Lebensvorgänge führen. Die Idee von der cyclischen Fortpflanzung ist daher nicht zurückzuweisen, wie dies manche Forscher versucht haben (»Depression der Protozoenzelle usw.«).

II.

Von dem hier gewonnenen Standpunkt aus über die Natur der Geschlechtszellen wollen wir nun sehen, wie die wichtigen Beobachtungen und Experimente der künstlichen Parthenogenese aufzufassen sind.

Im Jahre 1886 hat TICHOMIROFF unbefruchtete *Bombyx*-Eier kurze Zeit (2 Minuten) mit Salzsäure, Schwefelsäure oder rein mechanisch (mit Bürsten, Schütteln usw.) behandelt. Die Eier fingen darauf an, sich zu teilen, um kleinen Embryonen den Ursprung zu geben. Ein Jahr später konnten O. u. R. HERTWIG die ersten Teilungsstadien der *Strongylocentrotus*-Eier durch Einwirkung von Chemikalien (Chloroform, 1887) und Strychnin (R. HERTWIG 1896) auslösen. Diese Beobachtungen bilden den Ausgangspunkt für eine gründliche Erforschung derjenigen Agentien, welche imstande sind, die Entwicklung des unbefruchteten Eies anzuregen. Es zeigte sich dabei, daß die allerverschiedensten Einwirkungen diese künstliche Parthenogenese hervorrufen können, wie z. B. die Einwirkung von KCl, NaCl, $MgCl_2$, $MnCl_2$, CO_2, NH_3, von Tannin, verschiedenen Fettsäuren, von Spermaextrakten, Serumeinwirkungen, die Behandlung mit Xylol, Toluol usw. Als sehr wirksame, künstlich parthenogenetische Agentien haben sich außerdem die Änderung des osmotischen Druckes des umgebenden Mediums, die Wasserentziehung und die verschiedensten mechanischen Einwirkungen (Einstechen, Bürsten, Schütteln) erwiesen.

Die Einwirkung einiger dieser Agentien wie z. B. der hypertonischen Lösungen, der alkalischen Flüssigkeiten, der Wasserentziehung usw. auf das Ei ist so günstig, daß dasselbe seine Entwicklung bis weit über das Larvenstadium hinaus fortsetzen kann. Ja, DELAGE ist es gelungen, auch junge Echiniden auf künstlich-parthenogenetischem Wege zu züchten.

Über die Art und Weise der Einwirkung aller dieser Agentien auf das unbefruchtete Ei und über die Ursachen der künstlichen Parthenogenese gehen die Ansichten weit auseinander.

Der erste Experimentator nach dieser Richtung — TICHOMIROFF — ist der Meinung, daß das Ei auf alle Reize, welcher Art sie auch sein mögen, nur durch eine spezifische Reaktion antworten kann — das ist die Segmentation. Für BATAILLON, MATHEWS, wie auch früher für LOEB und DELAGE

usw. ist die Wasserentziehung des Eies durch die hypertonischen Lösungen oder durch das einfache Austrocknenlassen der Eier z. B. auf Fließpapier das maßgebendste Moment für die künstlich-parthenogenetische Entwicklung. Diese Forscher nehmen an, daß bei der normalen Befruchtung ebenfalls Wasserentziehung aus dem Protoplasma mit die Ursache für die ansetzende Segmentation des Eies sein kann, da, wie bekannt, bei ihrem Wachstum die männlichen und weiblichen Pronuclei durch Ansaugung von Flüssigkeit aus dem umgebenden Protoplasma sich vergrößern.

Als Erklärungsursache für die künstliche Parthenogenesis wurden auch die Ionenwirkung der angewandten Reagentien auf das Ei (Loeb), die Einwirkung der Alkalität, die Umänderung der peripheren Eischicht durch die angewandten alkalischen, lipoidlösenden Reagentien, die Enzymwirkung des Spermiumextraktes usw. angeführt.

Aus dieser Fülle von Erklärungsversuchen stechen in letzter Zeit zwei, auf den ersten Blick scheinbar breit angelegte Theorien hervor, das sind die Theorien von Loeb und Delage.

Bei seiner Erklärung geht Loeb von folgenden Betrachtungen aus. Die hypertonischen Lösungen entfalten, wie die Versuche zeigen, eine starke stimulierende Wirkung auf die Lebensprozesse der Eizelle, — sie sind ausgezeichnete parthenogenetische Agentien. Die durch die Segmentierung des künstlich befruchteten Eies gewonnenen Zellen würden aber auseinander gehen und zerfallen, wenn nicht andere Momente eingreifen. Das Zusammenbleiben der Segmentationszellen wird erreicht durch die Bildung einer Eimembran. Bei der künstlich angeregten Entwicklung kann die Bildung derselben durch die kurze Wirkung von Lipoid- und fettlösenden Reagentien herbeigeführt werden. Bei diesem Prozeß wird ein Teil der oberflächlichen Lipoid- und Fettschicht des Eies gelöst, der so entstandene Raum durch Exsudate vom Plasma eingenommen und auf diese Weise die für die befruchteten Echinideneier charakteristische Dottermembran gebildet. Die gelösten Lipoidstoffe werden ihrerseits für die bei der Zellteilung energisch ansetzenden Nucleinsynthese ausgenützt.

Von diesen Betrachtungen ausgehend ist Loeb in der Tat zu einer äußerst wirksamen Zusammenstellung von chemischen Agentien — Fettsäure und hypertonische Lösungen ($MgCl_2$) — gelangt, bei deren Anwendung fast 100% von den behandelten Eiern in Entwicklung geraten und über das Larvenstadium hinaus kommen.

Ganz anders sind die Ausgangsbetrachtungen Delages, die ihn bei der Ausarbeitung seiner ebenfalls sehr wirksamen Methode (Entwicklung der behandelten Eier in etwa 100%) für die parthenogenetische Entwick-

lung geleitet haben. Die lebende Substanz, führt Delage aus, ist ein Komplex von Albuminstoffen, die sich in kolloidaler Lösung in einem elektrolytisch flüssigen Medium befinden. Dieser kolloidale Komplex ist in einem instabilen Zustand, so daß die Sol- und Gelphasen nahe ihrem kritischen Punkte sind. Die Zellteilung ist charakterisiert durch Koagulierung (Übergehen in Gelzustand, Bildung der Chromosomen, der mitotischen Figur usw.) bzw. Auflösung (Auflösung der Kernmembran usw.) einiger dieser Albumine. Es muß dann, Delage zufolge, möglich sein, die Teilung der Zelle anzuregen, wenn man auf eine in Stillstand geratene Zelle mit Chemikalien einwirkt, welche die für die Zellteilung charakteristischen kolloidalen Umwandlungen der Reihe nach wieder hervorrufen. Als Lösungsagens gebraucht Delage das Ammoniak und als Koagulierungsagens das Tannin. Durch die Einwirkung dieser Agentien werden die Umwandlungen der Kolloide von neuem ausgelöst und die Zelle fährt auf diese Weise mit ihren unterbrochenen Teilungen fort.

Alle hier erwähnten Theorien sind bestrebt, diejenigen Momente hervorzuheben, die nach der Ansicht ihrer Autoren der normalen und der künstlich parthenogenetischen Befruchtung gemeinsam sind. Als Grundlage dieser Theorien dient die heute allgemein eingebürgerte Auffassung über den physiologischen Zustand der Geschlechtszelle — nämlich, daß die Geschlechtszellen die lebensfähigsten Zellen im Organismus seien, trotzdem aber am Ende ihrer Entwicklung einem merkwürdigen, physiologischen Stillstand unterworfen sind. Wie die Befruchtung und die darauffolgenden Umänderungen der Eizelle einen nur für diese beschränkten Komplex von Erscheinungen bildet, so seien auch die Einwirkungen der oben erwähnten Agentien der künstlichen Parthenogenese ein Gegenstück zu den normalen Befruchtungsvorgängen der Eizelle und als solche nur für die Geschlechtszellen gültige, spezifische Erscheinungen.

Sehen wir, ob solch eine Betrachtungsweise zutreffend sein kann und ob sie in Einklang zu bringen ist mit den allgemeingültigen, physiologischen Zuständen der Zelle.

Wie ich im ersten Teil dieses Aufsatzes zu zeigen versucht habe, ist jede Zellgenerationsfolge im Laufe der Zeit Umänderungen unterworfen, welche sich auf physiologischem Gebiet in einer allmählichen Abnahme der Lebensfunktionen äußert. Diese Abnahme der Zellfunktionen führt nach und nach, aus rein inneren Ursachen, zu einer allmählichen Sistierung der Lebenserscheinungen und schließlich zum Tode der Endzellengeneration der betreffenden Zellgenerationsfolge. Die Zellen sterben an Alters-Depressionszuständen ab. Wie jede Zelle, so werden auch die Geschlechtszellen eines Organismus diesen funktionellen Störungen nicht entgehen

können. Auch die Geschlechtszellen weisen, am Ende ihrer Zellgenerationsfolge angelangt, morphologische und physiologische Umänderungen auf, welche mit den Alters-Depressionszuständen jeder Zelle eine vollkommene Analogie zeigen. Die Geschlechtszellen haben aber, infolge von Bedingungen, auf die ich schon hingewiesen habe, noch die Möglichkeit in sich durch eine gründliche Reorganisation, durch eine gründliche Verjüngung, wieder ihre normalen Lebensfunktionen aufzunehmen, d. h. wieder wachstums- und teilungsfähig zu werden, um auf diese Weise einem neuen Organismus den Anfang zu geben. Dieser Umregulierungsprozeß wird durch die Befruchtung herbeigeführt. Die Befruchtung hat also als Regulationsprozeß nur einen Sinn bei Zellen, welche sich in einem tiefen Depressionszustand befinden, nicht bei normalen Zellen.

Wie ist dann die Einwirkung der Agentien zu beurteilen, welche die künstliche Parthenogenese hervorzurufen imstande sind? — Wie schon gesagt, sind nach der hier entwickelten Auffassung die Geschlechtszellen Depressionszellen, d. h. Zellen, welche sich in einem abnormen, physiologischen Zustand in bezug auf Ausübung ihrer Lebensfunktionen befinden. Durch die Einwirkung aller oben erwähnten Agentien werden die depressionierten Geschlechtszellen verjüngt, die Zelle wird einer physiologischen Umregulierung unterworfen und auf diese Weise zur Ausübung ihrer Lebensfunktionen wieder fähig gemacht. Die »künstliche Parthenogenese« ist insofern ein Befruchtungsvorgang, als derselbe ein Zellverjüngungsvorgang ist. Die künstliche Parthenogenese muß aber, dem oben Gesagten zufolge, auch eine allgemeine zellphysiologische Erscheinung sein, die ins Bereich der Verjüngungserscheinungen der Zelle fällt und als solche von großer Bedeutung für unsere zellphysiologischen Auffassungen überhaupt ist.

Ein Unterschied wird zwar in der weiteren Entwicklung der verjüngten Geschlechts- und Somazellen hervortreten. Die geweblich undifferenzierte Geschlechtszelle, welche mit allen Potenzen eines Organismus ausgerüstet ist, wird als Endresultat ihrer Teilungen notwendigerweise zur Bildung eines neuen Organismus führen, während jede Gewebszelle bei ihren Teilungsprozessen, bei der Regeneration z. B., nur zur Bildung einer streng differenzierten Gewebsart Anlaß gibt.

Nach dem hier Gesagten fällt der große und tiefgreifende Unterschied zwischen den Erscheinungen der normalen und der künstlichen Parthenogenese ohne weiteres auf. Die normalparthenogenetischen Zellen sind solche Zellen, welche ohne das Hinzutreten äußerer Einflüsse einer Selbstregulation fähig sind; es sind Zellen, welche noch imstande sind, zu ihren normalen Lebensfunktionen zurückzukehren. Über die Bedingungen,

welche mitgewirkt und dazu beigetragen haben, daß die depressionierten germinativen Zellen bei den Tieren mit cyclischer Fortpflanzung sich von dem Verband der anderen germinativen Zellen loslösen, nach außen vom Organismus befördert werden, und dadurch nach den Prinzipien der histologischen Differenzierung notwendigerweise jedesmal neue Organismen liefern, muß man sich zur Zeit mit vagen Vermutungen begnügen. Ausführungen hierüber sind vor der Hand wertlos.

Ganz anders ist es mit den Geschlechtszellen der künstlich-parthenogenetischen Fortpflanzung. Dieselben stehen bei ihrer »Reifung« am Ende einer Zellgenerationsfolge und sind zu Selbstregulierungsprozessen nicht mehr fähig. Die Geschlechtszellen, sich selbst überlassen, sterben ab, genau so wie auch die Endglieder einer Protozoenzellgenerationsfolge oder die befruchtungsbedürftigen Zellen der letzten Generation eines normal-parthenogenetischen Cyclus dem Tode geweiht sind.

Die hier gegebene Auffassung von der künstlichen Parthenogenese als ein Zellverjüngungsprozeß überhaupt bedarf einiger Begründung und weiterer Ausführung.

Wie ich schon gesagt habe, kommt jede freilebende Zelle einer Infusorienzellgenerationsfolge zum Schluß in einen tiefen Depressionszustand, in welchem der Konjugationstrieb erwacht. Am Rand einer Konjugation angelangt, stirbt die Infusorienkultur aus, wenn sie nicht zur Konjugation zugelassen wird. Die Zellen erliegen der tiefen Depression. Nun ist es Calkins geglückt, eine zur Konjugation neigende Infusorienkultur wieder aufleben zu lassen, wenn er die Kultur auf kurze Zeit mit sehr verdünnten Dosen von Strychnin behandelte. Gleichfalls konnte er, wie auch Jennings u. a. die Tiere aus der Depression befreien und wieder lebensfähig machen, wenn er einen Nahrungswechsel vornahm oder die Tiere mechanischen Erschütterungen, Veränderungen der Temperatur, Einwirkungen chemischer Körper usw. aussetzte. Alles dies zeigt, daß es möglich ist, durch Einwirkung auf die Infusorienzelle den Konjugationsvorgang durch einen anderen Regulationsprozeß zu ersetzen und die depressionierte Zelle wieder lebens- und teilungsfähig zu machen.

Es fällt bei diesen Experimenten auf, daß eine große Zahl von den angewandten Stimulanten gerade solche sind, welche auch bei den Experimenten der künstlichen Parthenogenese von Bedeutung sind. Von den hier angeführten Gesichtspunkten ausgehend, habe ich Herrn Drenski in meinem Laboratorium veranlaßt, zu prüfen, ob es möglich sein würde, die vor der Konjugation stehenden wie auch die gleich zu Anfang der Konjugation zersprengten Konjuganten durch Einwirkung einiger der

Agentien der künstlichen Parthenogenese wieder zu regulieren und sie teilungsfähig zu machen. Die Versuche wurden vor der Hand nur mit schwachen Konzentrationen von Ammoniak und Strychnin, welche man 3—5 Minuten wirken ließ, begonnen[1]). Als Kontrollen dienten Paramaecien aus der Versuchskultur, die weiter bei den normalen Bedingungen gezüchtet wurden. Die vorläufigen Versuche ergaben, besonders für die kurzdauernde teilungsstimulierende Wirkung des Ammoniaks, positive Resultate. In 24 Stunden zeigten die behandelten Tiere eine Teilung mehr als die Kontrollen. Dieselben Resultate zeigten auch behandelte Tiere aus alten, aber noch nicht konjugationsbedürftigen Paramaecienkulturen. Die Versuche werden bei günstigeren Zeiten von neuem aufgenommen und weiter geführt werden.

Die Resultate Calkins, Jennings und die von mir unternommenen Untersuchungen weisen darauf hin, daß in der Tat die bei der künstlichen Parthenogenese angewandten Chemikalien auf die in Depression geratenen Zellen belebend und verjüngend wirken, indem sie sie wieder auf die Bahn energisch einsetzender Lebensvorgänge treiben. Da die Geschlechtszellen in ihrer letzten Generationsfolge depressionierte Zellen darstellen, die, sich selbst überlassen, an dieser Depression zugrunde gehen, so müssen auch auf sie die Agentien der künstlichen Parthenogenese stimulierend und verjüngend wirken und sie dadurch wieder lebens- und teilungsfähig machen. Auf diese Weise sind die Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese ein einfacher Zellverjüngungsprozeß und die künstlich-parthenogenetisch wirkenden Agentien solche Chemikalien, die auf die Lebensfunktionen der Zelle umregulierend und verjüngend wirken. Genau dieselbe Wirkung müssen aber dieselben Chemikalien und dieselben Agentien auch auf die Lebensfunktionen jeder anderen Gewebszelle haben und die Lebensvorgänge derselben stimulieren. Die Experimente der künstlichen Parthenogenese sind deshalb die besten und eingehendsten Experimente, die bis jetzt über die Zellverjüngung angestellt worden sind. Diese Experimente, auf die somatischen Zellen ausgedehnt, können die Grund-

[1]) Wenn man das Ammoniak nur kurze Zeit wirken läßt, so ist dieses Chemikal ein künstlich-parthenogenetisches Mittel par excellence (Delage). Bei längerer Wirkung desselben (einige Tage bei äußerst schwachen Konzentrationen — Experim. Zellst. III) aber wird die Zelle zu sehr verändert und die Zellfunktionen werden allmählich desorganisiert. Ähnlich wirken auch das Strychnin, Xylol, Toluol, wie auch die Fettsäuren, wie Loeb hervorhebt. Bei kürzerer Wirkungsdauer sind die Fettsäuren äußerst günstige Stimulantien für die künstliche Parthenogenese. Verlängert man aber die Wirkung derselben Agentien, so sterben die Eizellen an Zerfallserscheinungen ab. Diese nach zwei entgegengesetzten Richtungen sich äußernde Wirkung ist übrigens eine allgemeine Erscheinung bei den meisten therapeutischen Mitteln.

lage vieler wichtigen Errungenschaften auch auf dem Gebiete der praktischen Medizin werden. Außerdem sind diese Experimente deshalb so wertvoll, weil sie als Ausgangspunkt für die Lösung der Frage des Alterns werden können, wie sie uns auch den Weg zeigen, auf dem eine Bekämpfung der Alterserscheinungen im Organismus möglich sein wird.

Versuche nach dieser Richtung sind in meinem biologischen Laboratorium im Gange.

Da ich bis jetzt über diese meine Experimente nichts Näheres berichten kann, werde ich mich hier begnügen, auf einige Tatsachen und Beobachtungen hinzuweisen, welche zugunsten der hier von mir vertretenen Auffassung sprechen.

Eine weit verbreitete Erscheinung bei den einzelligen Organismen ist, daß sie bei Eintritt von schlechten Lebensbedingungen — Austrocknen oder Fauligwerden des Wassers, Nahrungsmangel usw. — sich encystieren. Durch den Einfluß dieser veränderten Lebensbedingungen erfährt die Protozoenzelle tiefgreifende Umänderungen, welche den Umänderungen der Depressionstiere entsprechen. In der Tat ist es auffallend, daß vielfach bei Infusorienkulturen (*Stylonychia*, *Dileptus*, *Actinosphaerium* usw.), welche sich in tiefen Depressionszuständen befinden, massenhafte, fast epidemisch scheinende Cystenbildung eintritt. Vielfach geht die Encystierung sogar als Begleiterscheinung bei den zu Geschlechtsprozessen neigenden Protozoenkulturen einher (*Actinosphaerium*, *Stylonychia* usw.). Wie ist nun das Auftreten dieses, für die Biologie der Protozoen so charakteristischen Prozesses der Cystenbildung zu erklären und was für eine Stellung nimmt er zwischen den verschiedenartigsten Lebensprozessen der einzelligen Organismen ein? — Über diese interessante und wichtige Frage gehen bis jetzt die Meinungen auseinander. Die Cystenbildung wird gewöhnlich von einem rein teleologischen Standpunkt aus erklärt, in der Annahme, daß dieselbe die Protozoen vor dem Aussterben beim Eintritt schlechter Lebensbedingungen schützt.

Eine auffallende Erscheinung bei den encystierten Protozoen ist, daß nach dem Ausschlüpfen die freigewordene Zelle mit neu einsetzender Energie in die Lebensbahn tritt, — die frisch ausgeschlüpfte Zelle wird durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen der Ausgangspunkt einer reichen Zellgenerationsfolge. Es müssen also während der Encystierungsperiode Umregulierungsprozesse vor sich gegangen sein. Welcher Art können nun diese Prozesse sein und auf welche Weise führen sie zu der Umregulierung und Erfrischung der encystierten Zelle? — Beachtenswert bei der Cystenbildung ist, daß die sich encystierende Zelle sich zusammenballt, wobei ein Teil des Plasmakörpers ausgeschwitzt und zur Bildung

der Cystenhülle verwendet wird. Die Zelle wird also bei den Prozessen der Cystenbildung einer teilweisen Entwässerung der Plasmasubstanz unterworfen. Die einmal ausgebildete Cyste wird dann gewöhnlich vor ihrer Ausschlüpfung der Ungunst der äußeren Bedingungen — Austrocknung, Kältewirkung u. a. — unterworfen. Besondere mikroskopisch auffallende Umänderungen bei der Cystenbildung (nicht der Geschlechtscystenbildung), die eine Erklärung für die Erfrischung der encystierten Zelle geben könnten, sind bis jetzt nicht bekannt. Die wenigen nach dieser Richtung gemachten Beobachtungen (Kernveränderungen u. dgl.) haben nichts besonders Interessantes gezeigt.

Beim genauen Zusehen der hier hervorgehobenen, wichtigen Momente der Cystenbildung, wie z. B. die Bildung der Cystenhülle durch Ausschwitzung, die Zusammenziehung des Plasmas, das Austrocknen der Cyste usw., fällt es gleich auf, daß die Umänderungen, welche eine sich encystierende Zelle durchmacht, auffallenderweise mit der Wirkung derjenigen Agentien übereinstimmen, welche auch bei der Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese der Eizellen wirksam sind. Hier muß ich etwas weiter ausholen und auf früher Gesagtes zurückkommen.

In den Jahren 1900—1910 hat Bataillon durch viele geistreich angelegte Experimente an Echinus-, Fisch- und Froscheiern nachzuweisen gesucht, daß einer der wichtigsten Momente bei der Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese die Entwässerung des Eiplasmas ist. Durch diesen Prozeß wird eine vollständige Umwälzung im Plasma hervorgerufen und die in Stillstand geratenen Lebensprozesse (die Oxydations-, Assimilations- und Desassimilationsvorgänge) wieder in Gang gebracht. So konnte Bataillon durch Einwirkung von hypertonischen Lösungen (von NaCl, Traubenzucker, Tierserum) auf das Ei Wasserentziehung hervorrufen und dadurch die Segmentation desselben auslösen. Ja, Giard (1904) hat sogar Echinuseier zur Entwicklung gebracht, wenn er sie einfach zwischen zwei Blätter Löschpapier kurze Zeit trocknen ließ. Im Jahre 1910 gelang es dann Bataillon, seine Auffassung über die Bedeutung der Plasmaentwässerung für die Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese durch den folgenden eleganten Versuch zu stützen. Er durchstach mit sehr feinen Metallnadeln Eier von *Rana* und erhielt durch diese einfache Einwirkung die Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese. Die Eiplasmaentwässerung als Stimulant für die Entwicklung ist in diesem Fall außer Zweifel gesetzt. Durch den Eintritt eines Entwässerungsprozesses bei der Zusammenziehung des Eies ist nach Bataillon das Gelingen der künstlichen Parthenogenese bei dem plötzlichen Versetzen von Froscheiern in Kälte ebenfalls zu erklären.

Von diesen Experimenten, welche durch die späteren Untersuchungen von GIARD (1901, 1909), MATHEN (1901), HUNTER (1901), DELAGE (1901, 1906—1908), KOSTANECKI (1909) u. a. bekräftigt wurden, ausgehend, hat BATAILLON versucht, eins der Hauptmomente bei der künstlichen Parthenogenese überhaupt in der entwässernden Wirkung der künstlich-parthenogenetischen Agentien zu erblicken. Derselbe Moment würde nach MATHENS auch bei der normalen Befruchtung mitspielen, durch die entwässernde Wirkung nämlich, welche die männlichen und weiblichen Pronuclei bei ihrem Wachstum auf das Protoplasma ausüben.

Es ist mit großer Wahrscheinlichkeit, ja, fast mit Sicherheit anzunehmen, daß genau diese künstlich-parthenogenetischen Agentien — in unserem speziellen Fall Wasserentziehung, —auch bei der Verjüngung der sich encystierenden Zelle eine Rolle spielen. Hier haben wir zwei analoge Prozesse, bei welchen dieselben treibenden Kräfte wirken. In beiden Fällen haben wir Verjüngungs- und Umregulierungsprozesse vor uns, welche ihrer Wirkung gemäß der Wirkung der Geschlechtsvorgänge entsprechen. Es kommt sehr oft vor, daß Konjugations- und Encystierungsvorgänge nebeneinander gehen. In diesem Falle, den Endresultaten nach zu urteilen, bewirken alle beide Prozesse eine weitgehende Zellverjüngung. Die Geschlechtsvorgänge einerseits und die Encystierungsvorgänge andererseits können vikariierende Vorgänge sein. Auch kommt es sehr oft vor, daß die Geschlechtsvorgänge der Protozoen mit Encystierungsvorgängen verquickt sind, wobei die Encystierung vor oder nach dem Geschlechtsprozeß stattfindet. In beiden Fällen aber wird die Encystierung gewöhnlich von energischen Zellteilungsprozessen begleitet, was ebenfalls auf eine gehobene und erfrischte Lebenstätigkeit der encystierten Zelle hinweist. In diesem Fall ist die Encystierung als ein die Geschlechtsprozesse komplettierender Vorgang anzusehen.

Die Encystierung hat also dem bisher Gesagten zufolge ihren Platz zwischen den Zellverjüngungsprozessen. Die Agentien, welche die Verjüngung der encystierten Zelle verursachen, sind denjenigen analog, welche auch für die Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese vielfach verantwortlich zu machen sind.

Übertragen wir jetzt unsere Betrachtungen auch auf die vielzelligen Organismen.

Es ist bekannt, daß es Tiere gibt, welche beim Eintritt von schlechten Lebensbedingungen (Fauligwerden des Wassers, langdauernde vegetative Prozesse usw.) ganze Zellkomplexe, umgeben von einer schützenden Schicht, von sich ablösen. Bei Wiederkehr von günstigen Lebensbedingungen

leben diese Zellkomplexe wieder auf, keimen und geben einem neuen lebensfähigen Tiere den Ursprung. Die zur Bildung dieser vegetativen Zellkomplexe — ich erinnere an die Gemmulae der Spongien und die Statoblasten der Bryozoen — nicht verwendete Gewebsmasse des Tieres geht unter typischen Zerfallserscheinungen der Zellen zugrunde. Dies weist darauf hin, daß die Zellen des Organismus schweren Funktionsstörungen unterworfen und nicht mehr lebensfähig gewesen sind.

Es ist auffallend und für uns wichtig, daß die Gemmulae und die Statoblasten nur dann entwicklungsfähig werden, wenn sie der Austrocknung oder auf einige Zeit einer niedrigen Temperatur ausgesetzt werden. Geschieht dies nicht, so sterben diese vegetativen Körper, wie auch der Körper, aus dem sie entstanden sind, gestorben ist. Dies letztere beweist zur Genüge, daß die Bildungszellen der Gemmulae und der Statoblasten sich in einem anormalen, physiologischen Zustand befinden. Sie können aus diesem Zustand durch eine Umregulierung herausgerissen werden durch eine Umregulierung, die genau von solchen Agentien herbeigeführt wird, welche auch die Umregulierung der künstlich-parthenogenetischen Eizelle bedingen, d. i. durch die auf direktem (einfache Austrocknung) oder indirektem (Entwässerung durch Kältewirkung) Wege hervorgerufene Entwässerung.

Die Übereinstimmung zwischen den hier hervorgehobenen Verjüngungsprozessen mit denjenigen bei der Encystierung einerseits und denen der künstlich-parthenogenetischen Anregung andererseits, bedarf nicht eigens hervorgehoben zu werden.

Daß dieser Faktor — die Plasmaentwässerung — richtig angewandt, stimulierend auf die Lebensfunktionen der Zelle wirkt, beweisen auch die folgenden Beobachtungen der Cacteenzüchter. Die Cacteen werden durch ungünstige Zuchtbedingungen sehr leicht geschädigt und faulen. Solch eine Pflanze kann nur dann gerettet werden, wenn man die faule Stelle bis an das gesunde Gewebe vollständig abschneidet und die entblößte, gesunde Fläche für einige Zeit der trockenen Luft aussetzt. Aller Wahrscheinlichkeit nach, dem oben Gesagten zufolge, tritt durch diese Behandlungsweise eine teilweise Entwässerung der in abnormen, physiologischen Zustand geratenen Zellen ein, wodurch ihre Teilungsfähigkeit und folglich auch die Regeneration des Gewebes angeregt wird. — Die Wunde schließt sich; und steckt man die Schnittfläche in Erde, so treiben an ihrem Rand neue Wurzeln aus. Wird die abgeschnittene gesunde Fläche der Luft und der teilweisen Austrocknung nicht ausgesetzt, so stirbt die Pflanze schnell ab, — die Regeneration tritt nicht ein.

Als Gegenstück zu dieser aus der Praxis entstandenen Züchtungsregel dienen wiederum Versuche mit den Geschlechtszellen. Im Jahre 1847 hat Bourzier eine eben ausgeschlüpfte weibliche *Bombyx mori* für einige Stunden der Sonne ausgesetzt. In den Schatten überführt, legte das Weibchen Eier, die sich ohne Befruchtung weiter entwickelten und gesunde Raupen gaben. Dies ist die erste Beobachtung über die künstliche Parthenogenese. Es ist anzunehmen, daß auch in diesem Fall durch die hohe Sonnentemperatur eine teilweise Entwässerung der Eier eingetreten ist, welche dieselben lebens- und entwicklungsfähig machte. Wichtig für uns ist die Tatsache, die besonders hervorgehoben zu werden verdient, daß in beiden Fällen, bei den Geschlechts- und den somatischen Zellen, ein und derselbe Faktor — die trockene Luftbehandlung — dieselbe stimulierende Wirkung auf die Teilung der Geschlechts- und der somatischen Zellen hat. Das weist abermals darauf hin, daß die Faktoren der künstlichen Parthenogenese nicht etwa spezifische Befruchtungsfaktoren sind, sondern solche, welche die Verjüngung und die Umregulierung sowohl der Geschlechtszellen als auch die der somatischen Zellen hervorzurufen imstande sind.

Von diesem Standpunkt aus, möchte ich auch folgende bei der Volkswundbehandlung gemachten Erfahrungen aufgefaßt haben.

Die Bauernbevölkerung Bulgariens behandelt Schnitt- und sonstige Wunden nicht durch feuchte Bandagierung; die Wunden werden mit Tabakpulver bestreut und entweder trocken verbunden oder einfach frei der Luft ausgesetzt. Es ist auffallend, wie leicht und schnell bei solch einer Behandlung der Regenerationsprozeß eintritt. Die Wunde beginnt sehr bald zu granulieren und die Regeneration ist schnell beendet.

Ein ähnliches Verfahren — einfache trockene Wundbehandlung — hat man in der bulgarischen Armee im Feldzuge gegen die Serben im Jahre 1885, aus Mangel an Sanitätsmaterialien, unfreiwilligerweise in ausgedehntem Maße anwenden müssen. Die dabei erzielten Erfolge sollen nach offiziellen ärztlichen Berichten überraschend gut gewesen sein, besonders was die Schnelligkeit der Wundgranulierung und der Wundschließung anbetrifft.

Es ist also anzunehmen, daß durch die Wirkung des Nikotins (aus den Versuchen der künstlichen Parthenogenese wissen wir, daß das Nikotin [Wassilieff 1902] als parthenogenetisches Agens anzusehen ist) verbunden mit der Austrocknung, oder durch die trockene Behandlung allein, die an der Wundfläche befindlichen Zellen in ihren Lebensfunktionen stimuliert werden; die Zellen werden teilungsfähig und es entsteht ein sich sehr rasch vermehrendes Regenerationsgewebe.

Daß diese Art der Wundbehandlung, deren unzweifelhaft gute Erfolge ich auf die oben erwähnte Weise erklären möchte, sehr zu empfehlen ist, beweisen auch die Erfahrungen aus dem jetzigen großen Kriege. So berichtete Dr. Dosquet auf dem ärztlichen Kriegsabend im Langenbeck-Hause (Berlin), daß die schwersten Wunden, Erfrierungen und Verbrennungen mit gutem Resultate zur Heilung gebracht werden können, wenn man die erkrankten Körperstellen einfach dauernd der freien — nicht feuchten — Luft aussetzt.

Hier möchte ich, bei der Aktualität der Frage, einige auf diese Weise von Dr. Dosquet mit Erfolg behandelte Fälle anführen.

Ein Soldat mit zerschmettertem Oberarmknochen und einer sehr großen eiternden Fleischwunde wurde nach Geraderichtung des zerschossenen Knochens durch einen Streckverband in vier Wochen geheilt, einfach dadurch, daß man seinen Arm dauernd der Luft aussetzte. In gleicher Weise wurde ein an zwei Stellen zerschossener Arm mit Splitterfraktur, der sonst sicherlich amputiert worden wäre, zur Heilung gebracht. Soldaten mit erfrorenen Gliedmaßen wurden ohne jede Operation, ohne jeden Verband von Dr. Dosquet geheilt. Ein Krieger, dem in Rußland des Nachts das Haus über dem Kopfe angezündet worden war, mußte aus dem Fenster springen und zog sich dabei sehr schwere Brandwunden im ganzen Gesicht und an den Händen zu. In bedauernswertem Zustande ist er in das Krankenhaus Nordend (Berlin) gebracht worden; schon vier Tage nach der offenen Wundbehandlung hat die Reinigung der Brandwunden angefangen, um nach acht Tagen sich mit einer feinen, gesunden Haut zu überziehen.

Die von Dr. Dosquet erzielten Resultate bei der offenen Wundbehandlung sind nach dem Vorhergesagten der Verjüngung der Zellen und der Aktivierung ihrer Teilungsvorgänge zuzuschreiben, und zwar dem Einfluß genau derselben Momente, welche auch die Stimulierung zur Teilung der Geschlechtszellen, d. h. die künstliche Parthenogenese hervorrufen können.

Man wird nicht fehl gehen, wenn man die günstigen Resultate, welche bei der Behandlung der Wunden durch Aufstreuen von verschiedenen, nicht angreifenden Pudern, erzielt, genau derselben Wirkung zuschreibt. In dem Fall könnte man die Wirkung des Puders auf die Gewebszellen mit der Wirkung des Fließpapiers auf die Seeigeleier (Giard 1904), welche sie zur Teilung anregt, vergleichen.

Aus den hier angeführten Beispielen kann man ersehen, daß die Resultate der Experimente über die künstliche Parthenogenese nicht nur auf die Geschlechtszellen zu beschränken sind, sondern auf alle Zellen

auszudehnen sind: da die bei der künstlichen Parthenogenese mit Erfolg angewandten Agentien gerade solche sind, welche stimulierend auf jede Zelle wirken müssen, um sie wieder zur energischen Ausübung ihrer Lebensfunktionen zu befähigen.

Das genaue Studium der Wirkung aller bis jetzt bekannten Agentien der künstlichen Parthenogenese (wie z. B. der mechanischen und besonders der chemischen Reize) auf die somatischen Zellen wird der Lehre der Zellverjüngung und Zellstimulierung ein weites Feld eröffnen, deren praktische Bedeutung, besonders in der Medizin, schon jetzt vorauszusehen ist. Denn durch die genaue Kenntnis der Wirkungsweise dieser Agentien werden wir imstande sein, bei der Regeneration und der Stimulierung der Lebensfunktionen, besonders bei älteren Individuen, eine günstige Wirkung zu erzielen. Wie bekannt, nimmt mit dem Alter die Regenerationsfähigkeit der Gewebe ab, was ein Zeichen für die Verminderung der Lebenstätigkeit der Gewebszellen ist. Nach der hier vertretenen Auffassung muß es möglich sein, solche alternde Gewebszellen wieder aufzufrischen und lebensfähig zu machen (Bedeutung für die Chirurgie).

Alle diese Betrachtungen führen zu der Frage des Alterns und zu der Frage der Möglichkeit der zeitlichen Verschiebung der Alterserscheinungen.

Aus dem bis jetzt über die Physiologie der Zelle Gesagten geht hervor, daß jede Zelle schon allein infolge der Ausübung ihrer Funktionen, im Laufe der Zeit in anormale Zustände in bezug auf ihre Lebensvorgänge geraten muß. Jede Zelle, sei es Gewebs- oder Geschlechtszelle, wird mit der Zeit den Depressionszuständen unterliegen. In einem Metazoenindividuum liegen zwar die Verhältnisse infolge der engen Beziehungen der Zellen zueinander und infolge der Zellspezialisierung etwas komplizierter, doch im Grunde genommen bleiben die letzten Folgen der zellphysiologischen Vorgänge dieselben: die Zellen und die von ihnen gebildeten Gewebe, wie auch der ganze Organismus altern, um schließlich dem Tode zu verfallen. Der ganze Organismus stirbt mit der Zeit eines natürlichen Todes.

Ist nun die Möglichkeit gegeben, diese alternden und in ihren Funktionen allmählich gestörten Zellen von neuem, wenn auch nur für eine begrenzte Zeitdauer, wieder zu beleben, wieder lebens- und funktionsfähig zu machen? — Wenn man die Versuche der künstlichen Parthenogenese durchsieht, bei welchen die in tiefe Depression geratenen Geschlechtszellen wieder lebensfähig werden, so kann man nicht anders als diese Frage bejahen. Denn in beiden Fällen handelt es sich um die Wiederbelebung der in ihren Funktionen gestörten Zellen. Man kann es nicht ohne weiteres

in Abrede stellen, daß die Agentien der künstlichen Parthenogenese auch auf die somatischen Zellen wiederbelebend und erfrischend wirken würden. Durch ein genaueres Studium dieser Fragen in der hier vorgezeichneten Richtung würden sich manche interessante Beobachtungen und Resultate ergeben, welche für die Vertiefung des Problems des Alterns und der Möglichkeit einer vorübergehenden Belebung der Funktionen des Organismus nicht ohne Einfluß sein würden. Umfassende Versuche nach dieser Richtung sind erwünscht. Die Vorarbeiten sind schon durch die Versuche der künstlichen Parthenogenese gegeben. —

In diesem Zusammenhang ist es angezeigt eine andere Frage zu berühren. Es ist auffallend, daß die meisten der besten und wirksamsten Mittel der künstlichen Parthenogenese, wie CO_2, NM, KCl_3, $MgCl_2$, NaCl usw. solche Chemikalien sind, die eine alkalische Reaktion aufweisen. Beachtenswert ist ebenfalls die Beobachtung, daß mit dem Altern die alkalische Reaktion des Organismus an Stärke nachläßt. Unmittelbar und gleich nach dem Tode reagieren gewöhnlich die Gewebe sauer. Über diesen interessanten Wechsel der Reaktionen des Organismus in verschiedenen Perioden seines Lebens stehen zwar vorläufig, soweit es mir bekannt, eingehende Untersuchungen noch aus, doch die hier und da zerstreuten Angaben deuten auf einen Wechsel der Gewebereaktionen in dem oben angedeuteten Sinne. Es ist deshalb von Bedeutung und Interesse zu untersuchen, ob das Erscheinen der saueren Reaktion beim Altern mit die Ursache für das schnellere Eintreten der Altersdepressionszustände der Gewebszellen ist und ob die Möglichkeit gegeben ist, diesem acidierenden Prozeß durch alkalische Reagentien entgegen zu wirken. Ein gewisser Grad von Alkalinität ist notwendig für die normale Ausübung der Lebensvorgänge.

Nur nebenbei sei erwähnt, daß in den letzten Jahren durch Verabreichen von Mg, Na usw. Salzen eine sehr günstige Wirkung bei vielen Erschöpfungszuständen des Organismus erzielt wurde. Die günstige Wirkung aller dieser Salze auf den Organismus kann von dem hier vertretenen und angedeuteten Gesichtspunkt aus betrachtet werden.

Erwähnt sei noch, daß bei den Injektionen von Meerwasser (welches bekanntlich Na, K, Mg u. a. Salze, hauptsächlich deren Chloride in beträchtlichen Mengen enthält) in kränkliche Organismen sehr gute, den Organismus erfrischende Nachwirkungen beobachtet wurden. Diese günstige Wirkung wird, aller Wahrscheinlichkeit nach, der Einwirkung der obengenannten Lösungen, welche parthenogenetische, d. h. verjüngende und stimulierende Mittel par excellence sind, zuzuschreiben sein.

Beruht vielleicht nicht auf demselben Prinzip die günstige Wirkung der Salinen — alkalischen Quellen, bei der Behandlung vieler Magenleiden? Ist auch in diesem Fall die Wiederbelebung der Darmepithelien nicht denselben alkalischen Salzen zuzuschreiben?

Auf alle Fälle ist es an der Zeit, diese wichtigen Fragen aus der Phase der reinen Beobachtung in eine erklärende Phase übersetzen zu lassen. Und ich möchte glauben, daß nach dieser hier vorgezeichneten Richtung manches nicht nur theoretisch Interessante, sondern auch praktisch Wichtige zu erreichen sein würde.

Es ist nun die Frage aufzuwerfen, wie die verjüngende Wirkung der Agentien der künstlichen Parthenogenese auf die Zellen, geschlechtliche und somatische, aufzufassen ist. Bei der Beantwortung dieser Frage müssen wir uns nochmals die Umänderungen, welche eine depressionierte Zelle erfährt, ins Gedächtnis zurückrufen.

Bei den Depressionszellen fällt es auf, daß die Lebensfunktionen ein langsameres Tempo einschlagen, bis schließlich das Wachstum der Zelle zum Stillstand kommt. Dies zeugt dafür, daß die Assimilationstätigkeit der Zelle vermindert wird. Daraus kann man schließen, daß die oberflächliche Schicht der Zelle eine Veränderung erfahren hat, — sie zeigt eine Verminderung ihrer Permeabilität. Außerdem spricht das Auftreten einiger neuer Plasmaeinschlüsse (siehe im I. Teil) dafür, daß auch die Entleerung der Desassimilationsderivate eine Erschwerung erleidet. Zu diesen Umänderungen gesellen sich sicherlich Veränderungen des ganzen Plasmakörpers, eventuell struktureller und konstitutioneller Art, über deren Natur wir vorläufig nicht unterrichtet sind. Diese Veränderungen, wenn sie nicht durch äußere Einwirkungen gewaltsam schneller zum Vorschein gebracht werden, werden sich mit der Zeit aus rein inneren Ursachen einstellen. Die lebende Substanz ist, wie schon gesagt, eine kolloidale Substanz und als solche genau denselben Umwandlungen unterworfen, denen auch jede kolloidale Substanz mit der Zeit unterworfen ist. Die Untersuchungen der kolloidalen Chemie zeigen aber, daß mit der Zeit die Kolloide »Alterserscheinungen« aufweisen, welche sich in Verminderung ihrer Permeabilität, ihres Wassergehaltes usw. äußern. Es ist nun anzunehmen, daß alle erwähnten Agentien der künstlichen Parthenogenese, wie der Hypertonicität und der damit verbundenen energischen Plasmaentwässerung, ferner die Wirkung der alkalischen Substanzen, der Kohlensäure, der Fettsäuren, des Chloroforms, Äthers, der mechanischen und thermischen Einwirkungen usw. eine Veränderung der peripheren lipoiden Zellschicht, wie auch eine gründliche Umwandlung des ganzen Plasmakörpers

hervorrufen. Die chemischen Eigenschaften einiger der erwähnten Agentien weisen direkt darauf hin, daß sie eine teilweise Auflösung der Lipoidschicht und somit auch strukturelle Umänderungen in der Zelle bedingen.

Durch alle diese Umänderungen werden die Aufnahmefähigkeit der Zelle und ihre Assimilationsfunktionen wieder gesteigert, die Lebensfunktionen setzen wieder energisch ein und die Zelle kehrt in ihren normalen Funktionszustand zurück, — die Zelle wird physiologisch verjüngt.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß unsere Kenntnisse über die intimen Ursachen der Zellverjüngung noch sehr mangelhaft sind; wir können vorläufig darüber nur mehr oder weniger wahrscheinliche Vermutungen haben, ohne aber den Kern der Frage noch erfassen zu können. Die Frage der Zellverjüngung und der künstlichen Parthenogenese bleibt trotz der vielen nach dieser Richtung aufgestellten Theorien, welche meist eine Umschreibung der Tatsachen darstellen, immer noch in der Phase der Empirie.

In welchem Zusammenhang stehen nun die Erscheinungen der normalen Befruchtung und der »künstlichen Parthenogenese«, d. h. der Zellverjüngung? Sind die wirksamen Momente bei diesen zwei Zellregulationsprozessen dieselben? Eine genaue Antwort darauf ist vorläufig ebenfalls unmöglich. Unsere Kenntnisse der chemischen Seite des Befruchtungsprozesses sind ebenfalls noch sehr mangelhaft. Wenn man aber die Folgeerscheinungen der normalen Befruchtung und der künstlichen Zellverjüngung genauer betrachtet, wird man nicht umhin können anzunehmen, daß in beiden Fällen diese Folgeerscheinungen dieselben bleiben, sie bestehen nämlich in einer Aktivierung von in abnormen Zustand geratenen Zellen. Die treibenden Kräfte dieser Aktivierungsprozesse mögen verschiedenartig sein, einheitlich bleibt aber ihre Wirkungsweise.

Dies weist daraufhin, daß auch die normale Befruchtung, wie schon vielfach angenommen worden ist, einen Verjüngungsprozeß darstellt. Aus nicht näher erklärlichen Gründen hat man sich aber der Prämisse dieser Schlußfolgerung bis jetzt entzogen, nämlich, daß eine Verjüngung nur dort am Platze sein kann, wo die Zellen, welche durch einen normal-physiologischen Prozeß (die Befruchtung) verjüngt werden müssen, auch wirklich Zellen sind, die solch eine Verjüngung notwendig haben, d. h. Zellen, die sich in einem abnormen physiologischen Zustand befinden.

Die Lebensvorgänge der Zelle laufen aus inneren Ursachen einer allmählich eintretenden Stockung entgegen. Die germinativen Zellen und die Zellen der Vermehrungszellverbände, am tiefsten Punkt dieser Stockung angenommen, werden jedesmal durch einen Regulationsvorgang wieder in

die Höhe geschnellt. Der Lauf der Lebensvorgänge wird dadurch ein wellenförmiger.

Der erste Teil der hier vorgetragenen Versuche war schon der Gegenstand verschiedener meiner Arbeiten — Eibildung bei *Paludina vivipara*; Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen; Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypinum*; Experimentelle Zellstudien I, II u. III; Über das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in den Leberzellen usw. usw. —, wo auch genaue Literaturangaben zu finden sind. Ich habe mich an manchen Stellen fast wörtlich an die Zusammenfassungen und Ausführungen in diesen meinen Arbeiten gehalten.

Der zweite Teil dieser Abhandlung bildet dagegen erst eine vorläufige Mitteilung vieler in Gang sich befindender Untersuchungen, deren Resultate die hier vorgetragenen Schlußfolgerungen erlauben.

Sofia, im Mai 1915.

Der Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkerne.

(Eine zusammenfassende Studie.)

Von

M. v. Derschau (Auerbach-Hessen).

Mit Tafel XIII—XIV.

I.

Der Stoffwechsel zwischen Kern und Plasma der Zelle wird heute noch von dem größten Teile der Forscher als ein Diffusionsvorgang bereits gelöster Stoffe durch die Kernmembran hindurch, angesehen. Der Austritt ungelöster, plastischer, aber nicht organisierter Stoffe aus dem Kerne gilt dagegen als eine ziemlich seltene Erscheinung. Eine Zusammenstellung dieser immerhin seltenen Fälle finden wir in Němecs[1]) umfassender Arbeit (Kap. VI u. XV) wieder, weshalb auch an dieser Stelle auf eine Wiederholung der daselbst zusammengestellten Literatur verzichtet werden kann. Němec ist der Ansicht, daß der Versuch, den Vorgang der Chromatinausscheidung aus dem Kerne auf eine breitere Basis zu stellen, aus theoretischen Gründen Schwierigkeiten bieten würde. Besonders schwerwiegend spreche gegen den Durchtritt ungelöster Stoffe der Umstand, daß ein jedesmaliges Durchreißen der Kernmembran nötig würde[2]).

Ich glaube nun, daß wir damit wieder den brennenden Punkt der alten, aber immer noch unerledigten Frage berühren, nämlich: Gibt es eine Kernmembran im hergebrachten Sinne oder nicht? Bereits die ältere zoologische Literatur diskutierte dieses Problem äußerst lebhaft, ohne zu einer endgültigen Entscheidung zu kommen. Auch die neuere

[1]) Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. Berlin 1910.

[2]) Die Anhänger einer Kernmembran hätten hier ja eine Perforation annehmen können, wie es die älteren anatomischen und zoologischen Autoren bereits taten und auch von mir unabhängig von diesen noch im Jahre 1908 angenommen wurde.

Zoologie, die Vertreter der Chromidialtheorie (GOLDSCHMIDT, POPOFF, MOROFF u. a.), welche von austretender Kernsubstanz den ausgiebigsten Gebrauch machen, lassen diese Frage unentschieden, obgleich gerade die Chromidialtheorie zur Annahme eines membranlosen Kernes drängt.

Das Problem der Kernmembran wurde im Jahre 1910 von STAUFFACHER[1]) wieder aufgenommen und von diesem Forscher auch auf die Pflanzenzelle ausgedehnt. Es mutet nun immerhin eigentümlich an, daß die bereits seit 5 Jahren angeschnittene Frage, die ja auch botanische Forscher interessieren mußte, besonders von zoologischer Seite gefördert worden ist. Außer meiner Stellungnahme[2]) wüßte ich nicht, daß von botanischer Seite dem Gegenstande Rechnung getragen wurde. Allerdings muß hervorgehoben werden, daß NĚMEC[3]) in durchaus objektiver Weise das Für und Wider einer umfangreichen Chromatinausscheidung aus dem Kerne diskutiert hat.

STAUFFACHER[4]) in seinen weiteren Abhandlungen und mir war es möglich, nach Feststellung des Fehlens einer Kernhülle, den Modus der Chromatinausscheidung aus einem membranlosen Kerne bei der Neubildung der Chlorophyllkörner, der Entstehung der »Chondriosomen«, der Neubildung von Plastiden, der Abstammung der Pyrenoide, als grundlegendes Phänomen zu erkennen. Man kann wohl sagen, daß in diesen Resultaten eine gewisse Bestätigung der GOLDSCHMIDTschen Chromidialtheorie für die Pflanzenzelle zu sehen ist.

II.

a) Kernmembran und Chondriosomen.

Fixierung und einseitige Färbung (Eisenhaematoxylin-Verfahren) haben ohne Zweifel im Laufe der letzten Dezennien am meisten dazu beigetragen, den Glauben an eine vorhandene Kernmembran zu stabilieren.

---

[1]) Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. Zeitschrift f. wiss. Zool. XCV, 1, 1912.

[2]) v. DERSCHAU, Über Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. Archiv f. Zellf. VII, 3, 1912. — Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Archiv f. Zellf. XII, 2, 1914.

[3]) a. a. O.

[4]) Neue Beobachtungen auf dem Gebiete der Zelle. Eine Ergänzung zu »Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen«. Zeitschrift f. wiss. Zool. XCVIII, 3, 1911. — Zellstudien I. Anmerkungen zu den Methoden der modernen Zellforschung. Zeitschr. f. wiss. Zool. CLX, 3, 1914. — Die Rolle des Nucleins in der Fortpflanzung. Verh. schweiz. naturf. Ges. 94. Jahresvers. Solothurn, 1911, Bd. I.

Der Fortschritt der Tinktionstechnik in vieler Hinsicht hatte nach anderer Richtung hin den Nachteil, daß schließlich nur Präparate wissenschaftlich galten, welche vorgefaßte Meinungen, Theorien (Centrosomentheorie) zu bestätigen geeignet schienen.

Präparate, die in unbotmäßiger Weise nicht das sagten, was man wünschte, wurden als unbrauchbar ausgemustert zuliebe einer Theorie. Ausführlich hat sich über diesen Punkt von so prinzipieller Bedeutung STAUFFACHER[1]) verbreitet, und seine gründlichen Studien über den Wert unserer Fixier- und Färbemittel für tierische und pflanzliche Zellen führten zu dem Schlusse, daß vor allem der Alkohol wegen seiner Neutralität gegenüber den Zellsubstanzen das idealste Fixiermittel darstellen dürfte. Auch Essigsäure, sowie das bekannte CARNOYsche Gemisch sind zum Fixieren mit Vorteil verwendbar. Dagegen schädigen die starken mineralischen Säuren durch Fällung unlöslicher Eiweißverbindungen auf das schwerste das Bild der Zelle. Unnatürliche Verklumpungen der Kernsubstanzen verändern besonders das Bild des Kernrandes und bilden so eine kontinuierliche Schicht, welche in vollkommener Weise eine Kernhülle vortäuscht. Daneben treten stets Schädigungen des Plasmanetzes auf. Man vergleiche z. B. die Abbildungen, welche Chondriosomen und Zellkerne wiedergeben. Die Quellungen der »Chondriosomen« sind lediglich auf die Wirkung des Fixiermittels, verbunden mit der darauffolgenden Eisenhaematoxylinfärbung zurückzuführen. Zunächst ist von einem wohlerhaltenen Kern- bzw. Plasmanetz nichts zu erkennen. Der Kern zeigt eine runde scharfe Contur, die ihn hermetisch von Protoplasten abschließt. Im Protoplasma liegen die »Chondriosomen« zerstreut, gleichsam als autonome Organe. Die Eisenhaematoxylin-Färbung, die ja bekanntlich alles färbt, überzieht einseitig die »Chondriosomen« mit einem homogenen Lack, ohne feinere vorhandene Strukturdifferenzen zu markieren.

Für pflanzliche Objekte eignet sich nun wegen seiner schnellen gleichmäßigen Durchdringung auch noch der 70%ige Alkohol. Ich benutze schon seit längerer Zeit diese auch von STAUFFACHER bevorzugte Konzentration. Die Objekte werden genügend gehärtet und schneiden sich besonders gut, welche Eigenschaft man vom absoluten Alkohol gerade nicht immer behaupten kann. Die Objekte springen beim Schneiden zu leicht aus. Schwächere Konzentrationen als 70%ige dürften nach STAUFFACHER nicht zweckmäßig sein, da die Gefahr vorliegt, daß mit

[1]) Zellstudien I. Bemerkungen zu den Methoden der modernen Zellforschung. Sonderabdr. a. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIX, Heft 3, 1914, S. 393—95.

dem steigenden Wassergehalt die Eiweißkörper gelöst werden könnten. Neutraler Alkohol bewirkt jedenfalls eine ungeänderte Fällung der Eiweißstoffe und bei der Auswahl geeigneter Farbstoffe wird man denn auch Präparate erhalten, welche durch genügende Differenzierung die Strukturen auch von ihrer chemischen Seite dem Verständnis näher bringen.

Die Methylgrün-Fuchsinfärbung (Ehrlich-Biondi) sowie die Vereinigung von Methylenblau mit Eosin sind für Differenzierungen in der Pflanzenzelle ganz besonders geeignet. Beide Färbemittel differenzieren stets in schärfster Weise Oxy- und Basichromatin, während man dies vom Eisenhaematoxylin wegen seiner Einseitigkeit nicht behaupten kann. Hier wird infolge der vorausgehenden Fixierung mit den aggressiven mineralischen Säuren nicht nur eine sehr wesentliche Veränderung der Eiweißstoffe hervorgerufen, sondern die darauffolgende, alles wie mit einem Lack überziehende Eisenhaematoxylinfärbung verhindert auch jeglichen Einblick nach der strukturellen wie chemischen Seite.

An Abbildungen, welche »Chondriosomen« darstellen sollen (Eisenhaematoxylinfärbung), fällt besonders deren grobe Form auf, die an lebenden Zellen niemals wahrzunehmen ist. Abgesehen von den starkquellenden Eigenschaften der mineralischen Säuren rührt dieser Umstand auch daher, daß die rechts und links vom »Chondriosom« liegenden Wabenpartien mitgefärbt werden. (Fig. 1, Taf. XIII.) In Wirklichkeit beschränkt sich das »Chondriosom« nur auf die Wabenwand selbst. Es stellt einen Strom Oxychromatin dar, der rosenkranzartig von basichromatischen Tröpfchen bedeckt, sich auf der Wabenwand des Kernes bzw. des Cytoplasmas fortbewegt.

Ferner lassen unsere in Alkohol fixierten Präparate keine Kernmembran erkennen. Die Kerngrenze markieren gegen das Cytoplasma hin stärkere und dichter auf dem netzigen Stroma liegende basichromatische Tröpfchen. Das Netzwerk des Kerns stellt die direkte Fortsetzung der cytoplasmatischen Wabenstruktur dar. Als Ausgangspunkt des oxy- bzw. basichromatischen Substanzstromes erscheint der Kerndistrikt daher auch tiefer und gesättigter gefärbt als das übrige Plasma. Gewöhnlich treten nun an verschiedenen Stellen des Kernes die bekannten »Brücken« durch den »Hof« zum Plasma hinüber. Sie sind die vermittelnden Bahnen, auf denen der Substanzstrom des Kernes auf die Cytoplasmawaben gelangt und der dann das vorstellt, was mit dem Namen »Chondriosom« oder »Mitochondrion« belegt wird. Bisweilen lassen sich diese »Chondriosomen« auch bis zum Nucleolus hin verfolgen, mit denen sie durch die »inneren Brücken« in Zusammenhang stehen (Fig. 2, 3, 4, 5, Taf. XIII).

Die schon von R. Hertwig[1]) im Plasma von Actinosphaerium beobachteten Chromidien ließ der Autor bekanntlich aus dem Kerne stammen, und da sie auch im Plasma in größeren Verbänden vorkamen, mußte ihnen auch eine größere physiologische Rolle in der Zelle zugeschrieben werden. Goldschmidt[2]) führte dieses chromatische Fadensystem als wesentlichen physiologischen Faktor ins Zellenleben ein, und brachte auch bei der detaillierten Beschreibung dieser Strukturen wichtige Einzelheiten für deren Abstammung aus dem Kerne bei. Das wichtigste Moment war hierbei die gleiche Tinktion der Fäden und des Kernes. Ferner war deren bevorzugte Lagerung an der Oberfläche desselben sehr wesentlich. Es konnte sogar der Anfang der Fäden auf der Kernmembran nachgewiesen werden, die, wie der Autor bemerkt, vielleicht in den Kern eindrängen.

Bei der hier angewandten Fixierung und Färbung wäre es Goldschmidt ohne Zweifel auch gelungen, das Fehlen der Kernmembran nachzuweisen, sowie den Ausgang der »Chromidien-Mitochondrien« vom Nucleolus aus, festzustellen.

Für Pflanzen lassen sich diese Verhältnisse sehr instruktiv an *Fritillaria*-Wandbelegkernen und auch bei den Oogonien von *Fucus* beobachten. Fig. 6, Taf. XIII zeigt einen Wandbelegkern von *Fritillaria imperialis* schräg angeschnitten. Man sieht die Wanderung des oxychromatischen Stromes mit den basophilen Tröpfchen deutlich vom Nucleolus beginnen und sich nach der Kerngrenze bewegen, wo der »Hof« überbrückt und die Wanderung auf der Plasmawabenwand fortgesetzt wird. Letzterer Vorgang war besonders an den Oogonien von *Fucus serratus* schön zu verfolgen (Fig. 2, 3, Taf. XIII). Bei der Tinktion mit den erwähnten beiden Farbengemischen, teilt sich, wie ich schon früher zu beobachten Gelegenheit hatte, die Rotfärbung auch dem Wabenraum mit; was auf außerordentlich feine Verästelungen oxychromatischer Substanz schließen läßt. Auch die Stomata von *Convallaria majalis* lassen diese Stukturen sehr vollkommen erkennen. (Fig. 7, Taf. XIII.) Auch bei Wurzelmeristemzellen von *Vicia faba* und *Pisum sativum* konnte ich keine Kernmembranen entdecken und nehmen auch dort die als »Chondriosomen« geschilderten Gebilde ihren Ursprung aus dem Kern. Arnoldi[3])

---

[1]) Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsbericht der math. naturw. Kl. k. Akad. d. Wiss. München, Bd. 32, 1902.

[2]) Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 21, 1904.

[3]) Arnoldi und Boenicke, Sur l'appareil chromidial chez quelques plantes Gymnospermes et Angiospermes. Saertryk af. Biologiske Arbeider. Eng. Warming 1911.

und BOEHNIKE fielen gelegentlich ihrer Studien der Ovogonese bei Gymnospermen der Zusammenhang zwischen Mitochondrien und Zellkernen auf. Wenn auch STAUFFACHER für *Pisum* die Verhältnisse bereits klargelegt hatte, so interessierte mich dieses Objekt schon deshalb ganz besonders, weil LEWITZKY sich bekanntlich in seinen Abhandlungen desselben Materials bediente, und zu total entgegengesetzten Anschauungen gelangte. Die Vorbehandlung und Färbung seiner Präparate lassen, nach den Abbildungen zu urteilen, auf starke Schädigung des Zellkörpers schließen. Die stark ausgebildete Kernmembran seiner Abbildungen, sowie die isoliert im Cytoplasma zerstreuten und klumpig deformierten »Chondriosomen«, welchen jeder Zusammenhang mit dem Kerne abgeht, deuten auf stark quellende und kontrahierende Wirkungen der Fixiermittel. Die Wabenstruktur des Zelleibes erscheint bisweilen völlig zerstört. Auf Grund meiner Befunde an pflanzlichen Objekten, kann ich deshalb nur meine alte Ansicht von neuem bestätigen, daß die Gebilde, die unter dem Namen der »Mitochondrien, Chondriosomen« usw. figurieren, keine individuellen Plasmagebilde sind, sondern nichts anderes als austretende oxychromatische Grundsubstanz des Kernes mit basichromen Tröpfchen. Überdies konnte ich niemals die starken morphologischen Variationen beobachten, die Veranlassung zu einer beträchtlichen Reihe neuer Kunstausdrücke gaben. Daß wir in den chromidialen Bildungen der tierischen Zellen die entsprechenden Strukturen erblicken müssen, halte ich für sicher. MOROFFS[1]) trophisches Chromatin, das der Autor z. B. bei *Aggregata ovata* ins Plasma übertreten läßt, ist ohne Zweifel unseren mit Nucleintröpfchen besetzten oxychromatischen Kernfäden (Chondriosomen) homolog. Von einer Entwicklung gar der »Mitochondrien« zu Plastiden, wie GUILLIERMOND[2]) will, konnte ich nicht die geringste Andeutung finden.

Ebenso stimme ich SCHERRER[3]) bei, daß weder bei dem Vorgange der Kernteilung noch in der »Kernruhe« Teilungsvorgänge der »Mitochondrien« analog denen der im Plasma liegenden Chromatophoren zu beobachten waren. Die »Chondriosomen« schwinden nach und nach im Plasma, wo ihre basophile Substanz zu Ernährungszwecken abgebaut zu

---

[1]) Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregatarten usw. Abdr. a. Archiv f. Protistenkunde. Bd. XI, 1908.

[2]) Bemerkungen über die Mitochondrien der vegetativen Zellen und ihre Verwandlung in Plestiden. Eine Antwort auf einige Einwürfe. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXXII, Heft 4, 1914.)

[3]) Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros*. Vorl. Mitt. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, 31.

werden scheint. Jedenfalls glaube ich ihre Herkunft vom Kerne erwiesen zu haben.

Allerdings nimmt SCHERRER an, daß die »Chondriosomen« von *Anthoceros Husnoti* vom Zellkern genetisch unabhängig seien. Bei Anwendung der hier empfohlenen Methoden hätte der Autor vielleicht den organischen Zusammenhang zwischen beiden feststellen können.

Oben wurde bereits darauf hingewiesen, daß die »Chondriosomen« bis zum Nucleolus zurück verfolgt werden können; uns scheint diese Beobachtung für tierische Zellen schon lange festzustehen. So finden sich bei FROMMANN[1]) folgende Angaben: . . . »Viele Fäserchen konnten nicht über den Kern hinaus verfolgt werden, andere dagegen durchsetzten ihn und treten in das Zellparenchym über.« (Von mir gesperrt.) Ferner daselbst S. 143: . . . »Es fanden sich dann im Kerne blasse mattglänzende scheibenartige Körper . . . die in ihrer Mitte ein helles stärker glänzendes Korn trugen. Oft gelang es, den Übergang des letzteren in eine feine glänzende Faser zu verfolgen, die . . . in das Kernkörperchen einmündete.« (Von mir gesperrt.)

b) Austritt von Kernsubstanz bei Verletzungen.

Stoffwanderungen aus dem Kerne sind sehr gut in vivo an künstlich isolierten Pflanzenzellen zu studieren. Ich benutzte zu diesem Zwecke *Eichhornia crassipes*, eine Pflanze, deren Mesenchymzellen sich wegen ihrer leichten Isolierung zu Kulturzwecken sehr eignen. Diese Zellen sind gewöhnlich nur an 2—3 Punkten miteinander verwachsen und ihre Trennung ist unter dem Simplex leicht vorzunehmen. Die Kultur wurde auf neutralen Kieselsäureplatten vorgenommen. Als Nährstoffe dienten Rohrzuckerlösung, KNOPsche Flüssigkeit, Nährbouillon, 0,2%iges Ammonphosphat, 0,2%iges Magnesiumsulfat. Auch Mischungen dieser Lösungen untereinander wurden benutzt. Die Beobachtungen erstreckten sich auf 14 Tage — höchstens 3 Wochen, da länger schädigende Bakterieneinwirkung nicht verhindert werden konnte. Nach Verlauf von etwa 5—6 Tagen konnte bereits lokales Dickenwachstum der Zellmembran an den Stellen beobachtet werden, wo die Trennung aus dem Zellgewebe stattgefunden hatte. An sich erscheint dies ja nicht wunderbar, daß die Plasmodesmenteile der Membran im Interesse des Fortbestehens der isolierten Zelle sobald wie möglich geschlossen werden müssen, um Ein-

[1]) Über die Färbung der Binde- und Nervensubstanz des Rückenmarkes durch Argentum nitricum und die Struktur der Nervenzellen. Virchow, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. XXXI, 1864.

wirkungen artfremder Körper zu verhindern. Der Kern rückt in eine Lage, in der er ungefähr gleich weit entfernt von den 2 oder 3 Wundstellen der Zellmembran sich befindet und führt auf den uns bekannten oxychromatischen Bahnen die basichromatischen Tröpfchen nach den Wundstellen hin ab. Dies geschieht so lange, bis diese verschlossen sind. Das Resultat sind sohlenartige Verdickungen über den Wundstellen. Der Kern gibt den größten Teil, wenn nicht alles basichromatische Material für diesen Zweck her und speichert kaum noch Methylgrün. Trotz der ihm zu Gebote stehenden Nährstoffe konnten keine Kernteilungen oder Zellbildung erzielt werden. WINKLER[1]) konnte bekanntlich bei seinen Kulturen künstlich isolierter Zellen ebenfalls keine Zellvermehrung erzielen. Da jedoch Lösungen stark verdünnter Schwermetallsalze ($CoSo_4$) den gewünschten Erfolg auslösten, ist es wohl möglich, daß die Wirkung des Kation Co oder des Anion So_4 vicarierend für das fehlende Nuclein eintrat. Versuche in dieser Richtung habe ich noch nicht anstellen können, dürften aber vielleicht positive Resultate ergeben.

c) Plastiden und Chromatophoren.

Daß Plastiden bzw. Chromatophoren, die sich einmal im Plasma befinden durch Teilung daselbst vermehren, ist durch zahlreiche Beobachtungen sichergestellt[2]), und es erfolgt bei der Kern- und Zellteilung deren gesetzmäßige Verteilung auf die neuen Zellenabkömmlinge. Auf Grund der Annahme, daß die Chromatophoren cytoplasmatische Differenzierungen seien, läßt NĚMEC[3]) die mögliche Entstehung de novo aus dem Plasma zu. Er verweist dabei auf die Arbeiten von EBERDT, DANGEARD, HUSEK[4]). Andererseits nun will er die Möglichkeit der Entstehung der Chromatophoren aus dem Kerne a priori nicht bestreiten.

NĚMEC weist bei dieser Gelegenheit darauf hin, ob es nicht gelingen könnte, die schon vorhandenen Chromatophoren etwa mit Anwendung

---

1) Referat über HABERLANDT in der bot. Ztg., 1902, S. 262.

2) CHMIELEWSKY, Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyraarten. Bot. Ztg., 1890. TRÖNDLE, Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Ztg., Bd. 65, I. Abt., 1907. HABERLANDT, Phys. Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904. NĚMEC, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. I. Teil. Prag 1908. SAPEHIN, »Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe«. Vorl. Mitt. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 29, 1911. — Unters. über die Individualität der Plastiden. 2. vorl. Mitt. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 31, 1913. SCHERRER, Unters. über Bau und Vermehrung der Chromatophoren usw. Flora. N. F., Bd. VII, 1, 1914.

3) A. a. O. S. 275.

4) A. a. O.

der Centrifugalkraft aus der Zelle zu entfernen, um so den Kern zur eventuellen Neuproduktion zu veranlassen. Dagegen wäre einzuwenden, daß derartig behandelte Zellen eine wesentliche strukturelle Veränderung ihrer Bestandteile höchst wahrscheinlich erleiden würden, so daß die Kerne wohl nicht mehr imstande wären, neue Plastiden zu erzeugen.

Wenn van Winelingh[1]) an centrifugierten Spirogyrafäden beobachtete, daß chromatophorenarme Zellen sich nicht mehr teilten und nach einiger Zeit zugrunde gingen, so kann recht wohl eine Alteration des Kernes infolge Zentrifugierens stattgefunden haben, so daß er zu Neubildungen nicht mehr fähig war. Die Entstehung der Plastide bzw. der Chromatophoren aus dem Plasma erscheint Němec sehr wahrscheinlich, zumal er sich darauf stützt, daß bei den kernlosen Cyanophyceen das Plasma färbbar sei. Die Kernlosigkeit der Blaualgen steht für mich etwas zweifelhaft da, zumal von Hegler[2]) für Anabaenen, Nostoc- und Cylindrospermum-Arten karyokinetische Figuren geschildert wurden, weshalb man auch die Färbbarkeit des Plasmas daselbst, recht wohl auf Kernsubstanz zurückführen kann.

Ich habe den Eindruck bei der Annahme der Neubildung von Plastiden oder Chromatophoren aus dem Plasma, daß hierfür eine Hauptstütze die Hypothese einer Kernmembran ist. Es geht dies schon daraus hervor, daß man den Austritt chromidialer Substanz aus dem Kerne nur für äußerst seltene, ja abnorme Fälle gelten lassen will. Gelegentlich einer Besprechung mitochondrialer Gebilde bei *Pritchardia* erwähnt Němec ein Hinaustreten von Chromatinkörperchen aus dem Kerne in das Cytoplasma. Er hält diese Erscheinung für selten, da der Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma in Form der Diffusion vor sich gehe. Der Autor beruft sich auch auf Pfeffer[3]). Aber auch Pfeffers Anschauungen beruhen auf der Annahme einer Kernmembran. A. A. Sapehin[4]) konstatiert in seinen beiden Mitteilungen die Individualität der Plastide durch kontinuierliche Teilungen bei Laubmoosen, Lebermoosen, Pteridophyten und Samenpflanzen. Auf die Möglichkeit von Neubildungen der Plastiden bei den von ihm studierten Pflanzen kommt der Autor nicht zu sprechen. Němec läßt zwar die Schimpersche Auffassung hinsichtlich der Plastidenphysiologie vollauf gelten, wenngleich auch er sie als nicht bewiesen ansieht. Falls aber de novo Plestiden entstehen sollten, so

[1]) Siehe Němec, a. a. O.

[2]) Strasburger, Das botan. Practicum. IV. Auflage, 1902, S. 398.

[3]) Über Aufnahme und Abgabe ungelöster Körper. Abh. d. K. sächs. Akad. d. Wiss. Leipzig, Bd. 16, 1890,

[4]) A. a. O.

könnten sie nach ihm, wie bereits bemerkt, nur aus dem Plasma hervorgehen.

Ich habe nun meine früheren Untersuchungen wieder aufgenommen und kann von neuem bestätigen, daß in vielen Fällen neben dem bekannten Teilungsvorgang von Chromatophoren im Zellplasma auch Neubildungen von Plastiden aus dem Zellkern stattfinden, daß also auch hier wie bei der Bildung der »Chondriosomen« Kernsubstanz die Grundlage bildet. In diesem Sinne bleiben also die J. SCHILLERschen[1]) Beobachtungen über den Ursprung der Plastiden vollkommen zu Recht bestehend, wenn man in Betracht zieht, daß die austretenden Nucleolen SCHILLERS, eben aus oxychromatischer Grundsubstanz und basichromatischen Elementen bestehen.

Nach dem Autor stellen die explosionsartig aus dem Kerne tätiger Zellen von *Triticum*- und *Phaseolus*-Embryonen hervortretenden, in winzige Tröpfchen zerfallenden Nucleolen die Anfänge der Plastiden dar, die durch den Plasmastrom in der Zelle verteilt werden (von mir gesperrt). Ferner erwähnt SCHILLER die bekannten LIDFORSSschen Beobachtungen, nach denen die »Kernfortsätze« mit den Plastiden, Pyrenoiden, Stärkekörnern und Ölkörpern in Verbindung stehen (von mir gesperrt).

LIDFORSS[2]) nimmt neben den Kinoplasmafasern noch bloße Membranausläufer des Kernes an. Aus schon früher geschilderten Gründen möchte ich die Existenz solcher ablehnen. Einer Entwicklung kinoplasmatischer Fasern dürfte aber eine Kernmembran nur hinderlich sein. An guten Präparaten habe ich einen »Membranausläufer« nie gesehen.

Junge unreife Sporen von *Funaria hygrometrica* lassen neben den im Plasma bereits ergrünten Plastiden auch farblose Plastiden erkennen, die mit dem Kerne durch einen Fortsatz, der den »Hof« durchquert, in Verbindung stehen. Man kann diese »Brücken« an lebendem Material beobachten, wenngleich der Wassergehalt der Zellen dieselben nur schwach durchscheinen läßt. Keimende Sporen von *Pottia intermedia* wurden 8 Tage in 3 bzw. 5%iger Rohrzuckerlösung (feuchte Kammer) kultiviert. Als die Exine gesprungen, waren Kerne und Chloroplasten deutlich zu erkennen, aber auch die Fortsätze, welche Kern und Chlorophyllkörner miteinander verbanden.

---

[1]) Über die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. Österr. bot. Zeitschrift, 1909, 3. — Die Bedeutung des Kernes auf Grund neuer Untersuchungen. Sep.-Abdr. a. d. Jahresber. der Deutschen Staats-Oberrealschule in Triest, 1909.

[2]) Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkernen und Chromatophoren. (Lunds Univ. Arsskrift. N. F. Afd. 2, Bd. 4, No. 1. Kongl. fysiografiska Sällskapets Handlingar, Bd. 19, 1, 1908.)

Bei unreifen Sporen von *Funaria hygrometrica*, deren Exine noch nicht entwickelt war, konnte mittels Neutralrots die Verbindung zwischen Kern und Plastiden deutlich gesehen werden. In etwas älteren aber noch durchsichtigen Sporen konnte das Ergrünen der Plastiden in verschiedenen Übergängen verfolgt werden. (Fig. 8, 9, Taf. XIII.) Dieser Phasen erwähnt ROTHERT[1]) als »intermediäre Plastiden«. Er sagt: »Wo größere Partien des Stromas sichtbar sind, bemerkte ich bei Beobachtung mit Immersion und geöffneten Abbe oft zu meiner Überraschung, daß das Stroma nicht ganz farblos, sondern merklich blaßgrünlich gefärbt ist. (Von mir gesperrt.) Dies erwies sich als so verbreitet, und bei manchen Objekten allgemein, daß mir zunächst Zweifel aufstiegen, ob denn überhaupt in vegetativen Organen reine Chloroplasten mit ganz farblosen Stroma vorkommen. Ich richtete daher auf diesen Punkt besonders mein Augenmerk und überzeugte mich, daß absolute Farblosigkeit des Stromas meistens ebenso häufig vorkommt wie grünliche Färbung desselben.

Oft findet man aber beides nebeneinander in demselben Organe. Bei einer Anzahl von Objekten konnte ich mich überzeugen, daß die Plastiden durchgängig farbloses Stroma haben, so daß also die betreffenden Organe überhaupt kein mikroskopisch nachweisbares Chlorophyll enthalten.« (Von mir gesperrt.) So ROTHERT. — Verbindungen, also »Brücken« zwischen den farblosen Plastiden und den Kernen erwähnt zwar der Autor nicht, doch gelang es mir bei *Iris germanica* in vivo an assimilierenden Zellen den Zusammenhang solcher intermediärer Plastiden mit dem Kerne zu beobachten. (Fig. 10, Taf. XIII.) Über mögliche Beziehungen der Chromoplasten zum Zellkern bringt der Autor verhältnismäßig wenig. S. 210 erwähnt er, daß nur in einzelnen Fällen eine bestimmte Lagerung derselben ausschließlich um den Zellkern in dichtem Kranz in den Kurzzellen der Zweigepidermis von *Bambusa spec.* beobachtet wurde. (Von mir gesperrt.) Für uns von Wichtigkeit ist ferner die Bemerkung ROTHERTS: »Derartige Intermediärplastiden finden sich sehr häufig zusammen mit typischen Chloroplasten, indem sie in der Grenzregion zwischen beiden den Übergang von dem einen zu dem andern vermitteln.« (Von mir gesperrt.) Hieraus geht für mich hervor, daß außer den im Plasma bereits vorhandenen Chloroplasten, sich auch solche befinden, die ihre Entwicklung aus dem Kerne mittels der Plastidenetappe vollzogen haben.

---

1) »Über Chromoplasten in vegetativen Organen.« Extrait du Bulletin de l'Academie des Sciences de Cracovie, 1912, p. 91, 192, 210.

Mir gilt es als feststehend, daß zunächst ein knopfartig dem Ende der äußeren Brücke aufsitzendes Quantum Kernsubstanz sowohl Oxy- wie Basichromatin enthaltend, die Grundlage bildet. Sie färbt sich mit Ehrlich-Biondi zunächst mischfarben. Darauf folgt sehr schnell das farblose Plastidenstadium. Eine stark lichtbrechende Scheibe mit zartrötlicher Färbung tritt auf. Zum Schluß erscheint die blaßgrüne bzw. dunkelgrüne der Choroplasten. Die aus dem Kerne hervorgegangenen Chlorophyllkörner sind, wie ich schon früher gezeigt[1]) und auch Stauffacher[2]) beobachtet hat, noch längere Zeit durch feine »Kernfortsätze« mit dem Kerne verbunden.

Plastiden, die dem Kerne entstammen, wurden beobachtet an Thalluszellen von *Fucus serratus* (Fig. 11, Taf. XIII). In vivo bei assimilierenden Zellen des Fruchtknotens von *Tulipa* Gesn. (Fig. 12, Taf. XIV) bei *Magnolia* ebenfalls in vivo. (Fig. 13, Taf. XIV.) Hier konnten ebenfalls die chromatischen Anfänge neben einem schon ausgebildeten Chlorophyllkorn festgestellt werden. Das Chlorophyllkorn befindet sich etwa im Rothertschen »intermediären« Plastidenstadium. *Prunus cerasus* läßt in jungen Fruchtknoten »intermediäre« Stadien und ein »fertiges« Chlorophyllkorn, letzteres noch in Verbindung mit dem Kerne, erkennen (Fig. 14, Taf. XIV). Embryozellen von *Fritillaria imperialis* zeigen dasselbe Phänomen. Den »Brücken« sitzt eine kleinere bzw. größere Plastide, nach Art einer Seifenblase auf. (Fig. 15, Taf. XIV.) Junge assimilierende Zellen derselben Pflanze lassen in dieser Form den Austritt von Kernsubstanz in das Plasma leicht erkennen (Fig. 16, Taf. XIV). Das Präparat ist nach Ehrlich-Biondi gefärbt.

Gegenüber der Auffassung, daß die Chromatophoren von ihresgleichen im Plasma entstünden, kommt Frau G. Haase-Bessell[3]) für *Euglena sanguinea* zu dem Schlusse, daß das erste Chromatophor der Euglenenzelle durch heteropolare Teilung des Caryosoms des Gametenkernes hervorgerufen werde. Also hätten wir es auch hier mit einem Kernderivat zu tun.

Bringt man die Schläuche einer *Vaucheria* in eine Mischung von Methylgrün-Essigsäure-Glycerin, so kann man bald die mit den kleinen Kernen verbundenen farblosen Plastiden deutlich erkennen. Besonders

---

[1]) v. Derschau, Über Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. Archiv f. Zellf., VII, 3, 1912. — Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Ebenda XII, 2, 1914.

[2]) Über Chlorophyllkörner und Erythrocyten. Sep.-Abdr. a. Verhandl. d. Schweiz. naturf. Ges. 93. Jahresvers. Basel 1910, Bd. 1.

[3]) Studien über *Euglena sanguinea*. Abdr. a. Arch. f. Protistenk., Bd. XX, 1910.

günstig sind für die Beobachtung hier die chlorophyllfreieren fortwachsenden Spitzen des Schlauches. Die Plastide tritt als winziges Körnchen in das Plasma über und färbt sich ziemlich intensiv grün. Später nimmt es die Methylgrünfärbung nicht mehr an und erscheint dann »farblos« und stark lichtbrechend. Dies deutet vielleicht auf starken Verbrauch von basophiler Substanz (Nuclein) hin. Färbt man mit Ehrlich-Biondi, so findet in dieser Phase eine schwach rötliche Färbung der Plastide statt.

Keimende Sporen von *Plagiothecium denticulatum*, welche bereits in der Kapsel 2—3 Protonemazellen gebildet hatten, wurden in Leitungswasser in vivo auf dem Objektträger untersucht. Da die strukturellen Verhältnisse infolge reichen Chlorophyllgehalts verdeckt wurden, wurde eine schwache Neutralrotlösung hinzugesetzt und auf der entgegengesetzten Seite das Wasser mit Fließpapier wieder abgesaugt. Die Kerne nahmen schwach weinrote Färbung an, während die umgebenden Chloroplasten unter sich und mit dem Kerne durch die Brücken verbunden waren. Die Brücken scheinen manchmal auffallenderweise grün gefärbt. Correns[1]) hält es für wahrscheinlich, daß der Kern zu dem Chlorophyllgehalt der Chloroplasten in gewisser Beziehung steht. Da nach unseren früheren Wahrnehmungen Chloroplasten aus Kernen de novo entstehen können, ist eine Produktion grünen Farbstoffes seitens der Kerne nicht unmöglich. Die grünlich gefärbten Brücken würden dann eine Überleitung des Chlorophylls zum Chloroplasten darstellen.

Guignards[2]) Beobachtungen an *Fucus*-Antherozoiden führten zu dem Resultat, daß, sobald die Entwicklung des Antherozoides beginne, im Kontakt mit ihm ein kugeliges ungefärbtes Chromatophor erscheine. (Von mir gesperrt.) Dies sei der Ursprung des Antherozoid-Augenfleckes (S. 171).

Dieser Beobachtung Guignards läßt sich vielleicht diejenige Sapéhins[3]) zur Seite stellen. Mit Beginn der Entwicklung des Spermatozoids von *Funaria hygrometrica* verlängert sich der Kern, wird halbmondförmig und immer dünner, während die in der Mitte der Zelle liegende Plastide sich zum Kern hinzieht, sich ihm dicht anschmiegt und endlich an sein hinteres Ende zu sitzen kommt. Was die Herkunft der Plastide

---

[1]) Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. 2, 1919.

[2]) Développement et constitution des anthérozoides. S. T. a. Rev. génerae de Bot. I. 1889.

[3]) Unters. über die Individualität der Plastide. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 31, 1913.

im GUIGNARDschen Falle anbelangt, so habe ich die Antheridien von *Fucus serratus. virsoides* eingehend untersucht und gefunden, daß diese Plastiden organisch durch Fortsetzungen mit dem Kerne verbunden waren. (Fg. 17. 18, Taf. XIV.) Auch für die Beobachtung SAPÉHINS scheint eine Abstammung der Plastide vom Kerne vorzuliegen, da das allmähliche Hinziehen zum Kerne dafür spricht. Es dürfte vielleicht sich ungezwungener erklären lassen, wenn man eine zarte organische Verbindung zwischen beiden Organen annehmen würde, die durch Kontraktion sich verkürzt und so die Plastide dem Kern bis zur schließlichen Berührung nähert. Das Heranziehen von Chromatophoren an den Kern durch »Kinoplasmafäden« beobachtete Jos. SCHILLER[1]) vor Beginn der Zellteilung von *Chaetoceras Lorenzianum* und gibt diesen Vorgang besonders deutlich auf Taf. XVI, Fig. 2 wieder.

d) Kerne, Chromatophoren, Pyrenoide, Augenflecke.

Auf Beziehungen engerer Art zwischen Kernen und Pyrenoiden deuten schon die Untersuchungen OVERTONS[2]) bei *Hydrodictyon*, wo der Autor feststellen konnte, daß die Pyrenoide mit gleichzeitiger Vermehrung der Kerne sich ebenfalls vermehren (S. 148): Eine Neubildung von Pyrenoiden, wenn auch nicht aus dem Kerne, nimmt SCHIMPER[3]) bereits im Gegensatz zu SCHMITZ[4]) in bestimmten Fällen an. PALLAS[5]) Caryoide bei den Algen stellen junge Pyrenoide dar, die ihre Entstehung den älteren Pyrenoiden verdanken dürften. Nach OVERTON[6]) (S. 149) unterscheiden sie sich auffallend chemisch vom Kerne. Dies ist jedoch nur scheinbar. OVERTON meint hier das Chromatin des Kernes, schlechthin also das Nuclein, die basophile Substanz desselben. Das Pyrenoid besteht aber nur aus der oxychromatischen Substanz des Kernes, welche nur die sauren Farbstoffe, Eosin, Säure-Fuchsin speichert. Auch die Ansicht SCHERRERS[7]), daß die nackten Pyrenoide der Chromatophoren von *Anthoceros Husnoti* und *punctatus* substanziell vom Zellkern verschieden seien, dürfte auf denselben

1) Ein neuer Fall von Mikrosporenbildung bei *Chaetoceras Lorenzianum* Grun. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 27, 1909.

2) Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Volvox*. Bot. Centralbl. 1889.

3) Ebenda.

4) Ebenda.

5) Über ein neues Organ der Conjugatenzellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges.. 1894.

6) A. a. O.

7) Unters. über Bau und Vermehrung der Chromatophoren usw. Flora, N. F., VII, Heft 1, 1914.

Umstand zurückzuführen sein. Meine eignen Untersuchungen[1]) führten mich zur Annahme direkter Abstammung der Pyrenoide von den Kernen, was leicht durch entsprechende Färbung zu beweisen ist.

Auch ARNOLDI[2]) hält den Zusammenhang zwischen Kern und Pyrenoid für erwiesen, und nimmt auch die Entstehung der Chromatophoren aus dem Zellkern als feststehend an. S. 149 kommt OVERTON[3]) auf die erste Anlage des Pyrenoids bei *Hydrodictyon* zu sprechen. Es träten gleichzeitig an mehreren Stellen (5—7) kleine Verdickungen über dem Chromatophor auf, und seien als kleine Körnchen zu erkennen. Auf diese Weise vermehrten sich die Pyrenoide unter gleichzeitiger Vermehrung der Kerne. — Hier könnte irrtümlich der Schluß gezogen werden, als wenn das Chromatophor die Veranlassung für die Entstehung der jungen Pyrenoide wäre. Meine Beobachtungen an *Spirogyra communis*, *quinina*, *Cladophora spec.* führten mich zu der Überzeugung, daß durch neue Kernfortsätze auf dem Chromatophor die Pyrenoidanlagen entstehen (Fig. 19, 20, 21, 22, Taf. XIV). Nuclein, also basichromatische Tröpfchen, konnte ich auf diesen Kernfortsätzen bis jetzt nicht feststellen, ebensowenig in der Pyrenoidanlage. Letzterer Umstand mag dazu Veranlassung gegeben haben, daß OVERTON[4]) und SCHERRER[5]) bei Kern und Pyrenoid substanzielle Verschiedenheit annehmen. Bei *Spirogyra* waren die Pyrenoide nicht nur durch parallel mit dem Chlorophyllbande laufende oxychromatische Fäden verbunden, sondern es traten auch Pyrenoide je zwei benachbarter Chlorophyllbänder auf diese Weise in Fühlung. (Fig. 19, Taf. XIV.) Bei *Spirogyra quinina* konnten junge Pyrenoide, seitens der Kernfortsätze hervorgerufen, auf dem Chromatophor festgestellt werden. (Fig. 20, Taf. XIV.) Auch *Cladophora spec.* läßt den freien Austritt ungelöster Kernsubstanz bei der Pyrenoidbildung klar erkennen. (Fig. 21, Taf. XIV.)

Diese »kinoplasmatischen« Fortsätze sind nichts anderes als die plasmatische Grundsubstanz, welche das gesamte Kern- und Plasmagerüst bis zur Hautschicht durchtränkt. Also Kernsubstanz in den entlegensten Bezirken der Zelle. Zieht man die Übertragung von Reizen dieser kontraktilen Substanz durch die Plasmodesmen in Betracht, so

---

[1]) v. DERSCHAU, Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XXVII, 3, 1919. Vorl. Mitteilung.

[2]) Materialien zur Morphologie der Meeressiphoneen. II. Abdr. a. Flora, N. F., Bd. V, Heft 2, 1913.

[3]) A. a. O.

[4]) A. a. O.

[5]) A. a. O.

spricht dies für Fernwirkungen des Kernes, die weit über das Gebiet der eigenen Zelle hinausgehen.

Den Austritt chromatischer Substanz aus den Kernen der Basidien in die Sterigmen bzw. der Sporen schildert E. MALINOWSKI[1]) bei *Cyathus olla* (Batsch) folgendermaßen: »Avec le temps les contures des noyaux s'effacent et les noyaux, comme tels, cessent d'exister, à leur place nous voyons dans la baside un certain nombre des corpuscules chromatiques. Ces corpuscules approchent, l'un après l'autre des quatre stérigmes et passent dans les spores.« Was uns hier aber besonders interessiert, ist das »Schwinden der Konturen der Kerne« und ebenso das »Aufhören« der letzteren. Da der Verfasser eine Kernmembran annimmt, wäre es doch von Interesse zu erfahren, wie er sich den Vorgang des »Schwindens« derselben vorstellt. An Stelle der verschwundenen Kerne findet der Autor »un certain nombre des corpuscules chromatiques.« Ich glaube, daß damit dem Autor das Schwinden der Kernmembran ebenso rätselhaft geblieben sein dürfte wie vorher. Für uns geben dagegen die an Stelle der Kerne sich vorfindenden chromatischen Körper den nötigen Schlüssel. Die früher eine Kernkontur markierenden basichromatischen Tröpfchen hatten sich nach dem Kerninnern zusammengezogen und stellten nun eine Anhäufung größerer oder kleinerer chromatischer Bestandteile dar. Bei einseitiger Färbung (Haematoxylin-HEIDENHAIN) mußte also die Grundsubstanz (Nucleoplasma) farblos bleiben, und der Kern für den Autor »cesser d'exister«. — Nach unserer Anschauung wandern nun die chromatischen Bestandteile, ohne eine Kernmembran zu passieren, durch die enge Sterigmenpassage in das Sporenplasma ein.

Meine Studien über die Beziehungen der Kerne zu den Augenflecken der Algen bieten mir vorläufig noch nicht genügende Anhaltspunkte. Vorläufig scheint es wenigstens, als ob die Stigmata als Chromatophoren-Abkömmlinge zu betrachten seien. Dafür sprechen manche Beobachtungen der Autoren. GUIGNARD[2]) läßt bei den Spermatozoiden von *Fucus* die Stigmata aus den farblosen Plastiden des Antheridiums hervorgehen. S. 145 wird bemerkt, daß die Augenflecke von primitiven Chromatophoren abstammten.

Die Beziehungen zwischen den in jüngeren Antheridien im Plasma zerstreuten gelben Körpern und den fertigen rotgefärbten Stigmata, erklärt sich GUIGNARD (S. 151) in der Weise, daß mit Verminderung der

---

[1]) Sur la division des noyaux dans les basides et sur le passage de la chromatine dans les spores chez Cyathus olla (Batsch). Sep.-Abdr. Comptes Rendus de la Société des Sciences de Varsovie. VI Année Fasc. 7, 1913.

[2]) A. a. O.

gelben Farbstoffkörperchen eine Zunahme der roten Stigmenfarbe erfolge. Die zerstreuten rötlich gefärbten Körner bei den Antheridien von *Chara*, *Escholzia*, *Calendula*, und die orangefarbenen hätten dieselbe Reaktion, wie die Augenflecke, woraus der Autor schließt, daß die Chromatophoren des jungen Antheridiums während der Entwicklung die Stigmata des Antherozoides erzeugen, während die Körner gleicher Farbe, die sie begleiten und eiweißartiger Natur sind, ihnen den Farbstoff liefern.

Overton[1]) (S. 213) erwähnt, daß dasjenige Spermatozoid, dem bei der Teilung das alte Stigma zufalle, ebenfalls wie seine Genossen einen Augenfleck von normaler Größe und Lage entwickele. Diese Tatsache führt er als strengen Beweis an, daß bei *Volvox* die Augenflecke sich nicht durch Teilung, sondern durch Neubildung vermehren. (Von mir gesperrt.) S. 213 bemerkt Overton, daß bei *Ulothrix zonata* die Stigmata neben dem Wege der Teilung selbstverständlich auch durch Neubildung entstünden. (Von mir gesperrt.)

Bezeichnend für die engen Beziehungen von Stigmata und Chromatophoren ist die Tatsache, daß die Augenflecke der sterilen Zellen von *Volvox* stets der Spitze eines Chromatophorenfortsatzes aufgelagert sind. S. 242 bemerkt Overton, daß der Chromatophor, der in der hinteren Hälfte liege und grün gefärbt ist, einen sehr zarten Fortsatz gegen das kleine Stigma sende.

Wollenweber[2]), die Beziehungen der Augenflecke zum Kerne betonend, sagt, daß bei *Haematococcus pluvialis* Sporen des Stigma konstant in der Höhe des Zellkernes liegen (S. 318). Bei *Haematococcus pluvialis* und *droebakensis* fiel dem Autor die gegenseitige Lage von Stigma und Nucleus auf. Bei allen ihm bekannten stigmenführenden Zoosporen fand der Autor beide Organe in einer Höhe, so daß man eine »gegenseitige Beziehung mutmaßen könnte«. Zellkern und Haematochrom betreffend meint Wollenweber bei den roten Formen von *Haematococcus*: »Die Menge des Rots aber schwankt, und es finden sich Individuen, die nur noch eine schmale grüne Randzone zeigen, und solche mit mehr oder weniger reduziertem am Zellkern haftenden Haematochromfleck. (Von mir gesperrt.)

A. Scherffel[3]) bringt eine Abbildung einer Kolonie von *Pandorina morum* mit Stigmen von verschiedener Größe in der Nähe der Kerne liegend (S. 231). Derselbe Autor äußert sich, daß das Stigma eigentlich

---

[1]) A. a. O.

[2]) Das Stigma von Haematococcus. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 25, 1907.

[3]) Algologische Notizen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 25, 1907.

eine weitergehende Differenzierung am Chromatophor sei, welche das Vorhandensein eines solchen zur notwendigen Voraussetzung habe[1]). — Das Stigma stammt also nach dem Autor aus dem Chromatophor.

A. Pascher[2]) gibt für *Chromulina Hokeana* an, daß der kleine Augenfleck dem vorderen Rande der Chromatophoren ansitze (S. 349), und Ch. Janet[3]) berichtet, daß bei beiden *Volvox* das Stigma am Rande des chlorophyllführenden Chromoplasten liege, von dem es abhängig zu sein scheine.

In Fällen, wo keine Teilung des Stigmas stattfindet, wie bei den Volvocineen, geht dasselbe zugrunde durch Fragmentation, was sowohl von Overton und Conrad[4]) beobachtet wurde, letzterer gibt das vollkommene Verschwinden des Stigmas bei der vegetativen Zellvermehrung von *Eudorina* an. So wirft denn Rothert[5]) die Frage der Neubildung der Augenflecke auf. Für diesen Autor kommen nur 2 Möglichkeiten der Abstammung in Betracht: Entweder durch Herausdifferenzierung aus dem Plasma. oder durch Chromoplastenabstammung. Letztere scheint dem Autor nicht ausgeschlossen, auch sieht er in den Stigmata eine spezialisiertere Abart von Chromoplasten (S. 94, a. a. O.), vielleicht infolge der Beobachtungen Guignards bei *Fucus*. Rothert meint, wenn die Guignardsche Ansicht zutreffe, sei der genetische Zusammenhang der Stigmata und Plastiden für einen Fall erbracht.

Nach Conrad[6]) sind die jungen Stigmata farblos und nehmen erst allmählich die rote Farbe an. Dies scheint mir sehr wahrscheinlich, denn analog ist das Verhalten der von mir untersuchten jüngsten Chlorophyllanlagen (Intermediär-Plastiden Rotherts), welche dem Kerne entstammen[7]). G. Haase[8]) nimmt mit Prowazek an, daß die Pigmentbildung der Einzeller vom Kerne abhängig sei.

---

[1]) Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonadineen. Arch. f. Protistenkunde, 22, 1911, S. 332.

[2]) Über einige Fälle vorübergehender Kolonicbildung bei Flagellaten. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 28, 1910.

[3]) Le volvox. Limoges. Ducourtieux et Gant Imprimeurs F 31, 1912.

[4]) Observations sur Eudorina elegans Ehrenberg. Recueil de l'indítut bot. Léo Errera Bruxelles, t. IX, 1913.

[5]) Der Augenfleck der Algen und Flagellaten — ein Chromoplast. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XXXII, 1, 1914.

[6]) A. a. O.

[7]) v. Derschau, Über Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. Sonderabdr. a. Archiv f. Zellf. VII, 3, 1911. — Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Sonderabdr. a. Archiv f. Zellf. XII, 2, 1914.

[8]) Studien über *Euglena sanguinea*. Abdr. a. Archiv f. Protistenkunde, Bd. XX, 1910, S. 56.

Bei Bildung der Gameten von *Euglena* geht nach der Autorin die Chloroplastenentwicklung vom Kerne aus. Bei höheren Pflanzen hält es CORRENS[1]), wie früher bemerkt, für wahrscheinlich, daß zum Chlorophyllgehalt des Chloroplasten der Kern in gewisser Beziehung steht. Hinsichtlich der Mit-Teilung des Stigmas bei der Zoosporenteilung hat nun WOLLENWEBER seine frühere Ansicht dahin geändert, daß Neubildung desselben bei *Haematococcus pluvialis* die Regel zu sein scheint. Wie dies geschieht, hat leider der Autor nicht weiter verfolgt. Die Stigmenforschung läßt bis jetzt folgendes erkennen: Eine Abstammung dieser Organe aus dem Cytoplasma erscheint am unwahrscheinlichsten, wenn nicht ausgeschlossen. Auch eine direkte Herkunft vom Kerne ist nicht anzunehmen. Dagegen spricht sehr viel zugunsten der Auffassung, daß die Augenflecke als direkte Chromatophorenabkömmlinge anzusehen sind, also indirekte Kernderivate darstellen.

Im Verlaufe dieser Ausführungen ist versucht worden, den freien Austritt von Kernsubstanz in das Plasma als einen allgemeinen und darum auch physiologisch notwendigen Stoffwechselvorgang in der Zelle nachzuweisen. Die Form, in der er sich abspielt, ist verschieden, je nach den augenblicklichen Bedürfnissen wechselnd.

Da naturgemäß in jungen vegetativen, wie in der Ausbildung begriffenen sexualen Zellen der Stoffwechsel am regsten ist, treffen wir daselbst auch die Substanzabgabe des Kernes an das Plasma in der ausgiebigsten Weise an. Analog verhält es sich mit der tierischen Zelle. Aber nur ein membranfreier Kern ist meiner Ansicht nach zu derartigen Leistungen fähig.

---

[1]) A. a. O.

Auerbach, Hessen, im Juli 1915.

Literaturverzeichnis.

1) Arnoldi, Wl. u. Boenicke, Sur l'appareil chromidial chez quelques plantes Gymnospermes et Angiospermes. Saertryk af Biologiska Arbeiden Eng. Warming 1911.

2) Arnoldi, Wl., Materialien zur Morphologie der Meeressiphoneen II. Abdr. a. Flora, N. F., Bd. V, Heft 2, 1913.

3) Chmielewsky, V., Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyraarten. Bot. Ztg. 1890.

4) Conrad, Observations sur *Eudorina elegans* Ehrenberg. Recueil de l'institut bot. Léo Errera Bruxelles, t. IX, 1908.

5) Correns, C., Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschrift f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 2, 1909.

6) Dangeard, P. A., Etudes sur la cellule. Le Botaniste. 1899.

7) v. Derschau, M., Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XXVII, 3. Vorläuf. Mitt. 1909.

8) v. Derschau, M., Über Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. Archiv f. Zellf., VII, 3, 1912.

9) v. Derschau, M., Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Archiv f. Zellf., XII, 2, 1914.

10) Ebert, O., Beiträge zur Entstehungsgeschichte der Stärke. Jahrb. f. wiss. Bot., XX, 1892.

11) Frommann, C., Über die Färbung der Binde- und Nervensubstanz des Rückenmarkes durch Argentum nitricum und die Struktur der Nervenzellen. Virchows Archiv f. path. Anat., Bd. XXXI, 1864.

12) Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 21, 1904.

13) Guignard, L., Développement et constitution des anthérozoides. S.-A. aus Rev. générale de Bot., I, 1889.

14) Guilliermond, A., Bemerkungen über die Mitochondrien der vegetativen Zellen und ihre Verwandlung in Plastiden. Eine Antwort auf einige Einwürfe. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXXII, 4, 1914.

15) Haberlandt, G., Physiol. Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904.

16) Haase-Bessell, G., Studien über *Euglena sanguinea*. Sep.-Abdr. a. Arch. f. Protistenkunde, Bd. XX, 1910.

17) Hertwig, R., Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsbericht der math.-naturwiss. Kl. k. Akad. d. Wiss. München, Bd. 32, 1902.

18) Hegler, R., Vgl. Strasburger, Das bot. Practicum, IV. Auflage, 1902.

19) Hušek, G., Über Stärkekörner in den Wurzelhauben von *Allium cepa*. Sitzungsbericht d. k. k. Ges. d. Wiss. Prag 1902.

20) Janet, Ch., Le volvox. Limoges. Ducourtieux et Gant. Imprimeurs F 31, 1912.

21) Lidforss, B., Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkernen und Chromatophoren. Lunds Univ. Arsskrift N. F., Afd. 2, Bd. 4, No. 1. Kongl. fysiografiska Sällskapets Handlingar, Bd. 19, 1, 1908.

22) Malinowski, E., Sur la division des noyaux dans les basides et sur le passage de la chromatine dans les spores chez *Cyathus olla* (Batsch). Sep.-Abdr. Comptes Rendues de la société des Sciences de Varsovie, VI. Année, Fasc. 7, 1913.

23) Moroff, Th., Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregatarten usw. Abdr. a. Arch. f. Protistenk., Bd. XI, 1908.
24) Němec, Br., Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. Berlin 1910.
25) Overton, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Volvox*. Bot. Centralbl. 1889.
26) Pascher, A., Über einige Fälle vorübergehender Koloniebildung bei Flagellaten. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 28, 1910.
27) Palla, E., Über ein neues Organ der Conjugatenzelle. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1894.
28) Pfeffer, W., Über Aufnahme und Abgabe ungelöster Körper. Abh. d. k. sächs. Akad. d. Wissensch. Leipzig, Bd. 16, 1890.
29) Rothert, Wl., Über Chromoplasten in vegetativen Organen. Extrait du Bulletin de l'Academie des Sciences de Cracovie, 1912.
30) Rothert, Wl., Der Augenfleck der Algen und Flagellaten — ein Chromoplast. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., XXXII, 1. 1914.
31) Sapehin, A. A., Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe. Vorl. Mitt. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 29, 1911.
32) Sapehin, A. A., Untersuchung über die Individualität der Plastiden. Vorl. Mitt. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 31, 1913.
33) Scherffel, A., Algologische Notizen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 25, 1907.
34) Scherffel, A., Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonadineen. Arch. f. Protistenkunde, 22, 1911.
35) Scherrer, A., Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros*. Vorl. Mitt. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913.
36) Scherrer, A., Untersuchung über Bau und Vermehrung der Chromatophoren usw. Flora N. F., VII, 1, 1914.
37) Schiller, J., Ein neuer Fall von Mikrosporenbildung bei *Chaetoceras Lorenzianum* Grun. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 27, 1909.
38) Schiller, J., Über die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. Österr. bot. Zeitschrift, 3, 1909.
39) Schiller, J., Die Bedeutung des Kernes auf Grund neuer Untersuchungen. Sep.-Abdr. a. Jahresber. der Deutsch. Staatsoberrealschule, 1909.
40) Stauffacher, H., Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. Zeitschr. f. wiss. Zool., XCV, 1, 1910.
41) Stauffacher, H., Neue Beobachtungen auf dem Gebiete der Zelle. Zeitschr. f. wiss. Zool., XCVIII, 3, 1911.
42) Stauffacher, H., Die Rolle des Nucleins in der Fortpflanzung. Verh. schweiz. naturf. Ges. 94. Jahresvers. Solothurn, 1911, Bd. I.
43) Stauffacher, H., Über Chlorophyllkörner und Erythrocyten. Sep.-Abdr. a. Verh. d. Schweiz. naturf. Ges. 93. Jahresvers. Basel, Bd. I, 1910.
44) Stauffacher, H., Zellstudien I. Anmerk. zu den Methoden der modernen Zellforschung. Zeitschr. f. wiss. Zool., CLX, 3, 1914.
45) Tröndle, A., Über die Kopulation und Keimbildung von *Spirogyra*. Bot. Ztg., Bd. 65, I. Abt., 1907.
46) van Wisselingh, C., Zur Physiologie der Spirogyrazelle. Beih. zum bot. Centralblatt, Bd. XXIV, 1908.
47) Winkler, H., Referat über Haberlandt in bot. Ztg., 1912.
48) Wollenweber, W., Das Stigma von Haematococcus. Ber. d. Deutsch, bot. Ges., 25, 1907.

Erklärung der Tafelfiguren.

Zur Fixierung diente 70% Alkohol. Gefärbt wurde mit Methylgrün-Säurefuchsin und Methylenblau-Eosin.

Tafel XIII.

Fig. 1. Verlauf eines »Chondriosoms« auf der Wabenwand des Plasmas. Die auf beiden Seiten hellgelassenen Partien werden bei Eisenhämatoxylinfärbung meist mit überfärbt, infolgedessen die grobe Form. (*Fucus serratus.*)

Fig. 2. Die »Chondriosomen« nehmen aus Nucleolus und Kern ihren Ursprung. Oogonien von *Fucus serratus.*

Fig. 3. Dasselbe wie Fig. 2 darstellend. *Fucus serratus.*

Fig. 4. Wandbelegkern von *Fritillaria imperialis.* Die Kerngrenze ist durch dichter auf den Wabenwänden liegende basichromatische Elemente gekennzeichnet. Der Austritt von Kernsubstanz in der Entwicklung begriffen.

Fig. 5. Nucleolen aus einem Wandbelegkern von *Fritillaria imperialis.* Die oxychromatische Grundsubstanz der Nucleolen tritt über die »Höfe« auf das Wabennetz des Kernes über, von Zeit zu Zeit basichromatische Tröpfchen, die dem Nucleolus entstammen, mit sich führend. Färbung Methylenblau-Eosin.

Fig. 6. Der schräg angeschnittene Kern läßt keine Kernmembran erkennen. (*Fritillaria imperialis.*)

Fig. 7. Stomata von *Convallaria majalis.* Reichlicher Austritt von Kernsubstanz aus dem membranlosen Kerne.

Fig. 8. *Funaria hygrometrica.* Junge Spore in vivo. Kern und Nucleolus mit ihren Höfen. In dem äußeren Hofe sind schwach die Kernbrücken wahrzunehmen, mit daran heftenden Plastiden. Die bereits im Plasma liegenden können dem Kerne entstammen oder auch schon bei der Teilung mit übernommen worden sein.

Fig. 9. *Funaria hygrometrica.* Junge Spore in vivo. Etwas älteres Stadium. Die im Plasma liegenden Plastiden sind ergrünt. Aus dem Kern tritt organisch, mit diesem verbunden, eine junge Plastidenanlage.

Fig. 10. *Iris germanica.* Assimilierende Zelle in vivo. Die mit dem Kerne verbundenen Elemente sind Intermediärplastiden. Im Plasma liegen die fertigen Chlorophyllkörner. Eins derselben ist noch mit dem Kerne durch einen zarten Strang verbunden.

Fig. 11. *Fucus serratus.* Thalluszelle. Plastiden dem Kern entstammend.

Tafel XIV.

Fig. 12. *Tulipa* Gesn. Assimilierende Zellen des Fruchtknotens (in vivo). Wie vorher.

Fig. 13. *Magnolia obovata.* Zwei Plastidenanlagen, das fertige Chlorophyllkorn noch mit dem Kern verbunden. (Fruchtknoten).

Fig. 14. *Prunus cerasus.* Assimilierende Zellen des Fruchtknotens (in vivo). Intermediärplastiden und entwickeltes Chlorophyllkorn.

Fig. 15. Kern einer Embryozelle von *Fritillaria imperialis.* Neben Emission von Oxy- und Basichromatin findet auch gleichzeitig Plastidenbildung statt.

Fig. 16. *Fritillaria imperialis.* Kern aus einer Integumentzelle mit Plastiden.

Fig. 17. *Fucus virsoides.* Antherozoidmutterzelle mit Zellkern und Plastiden.

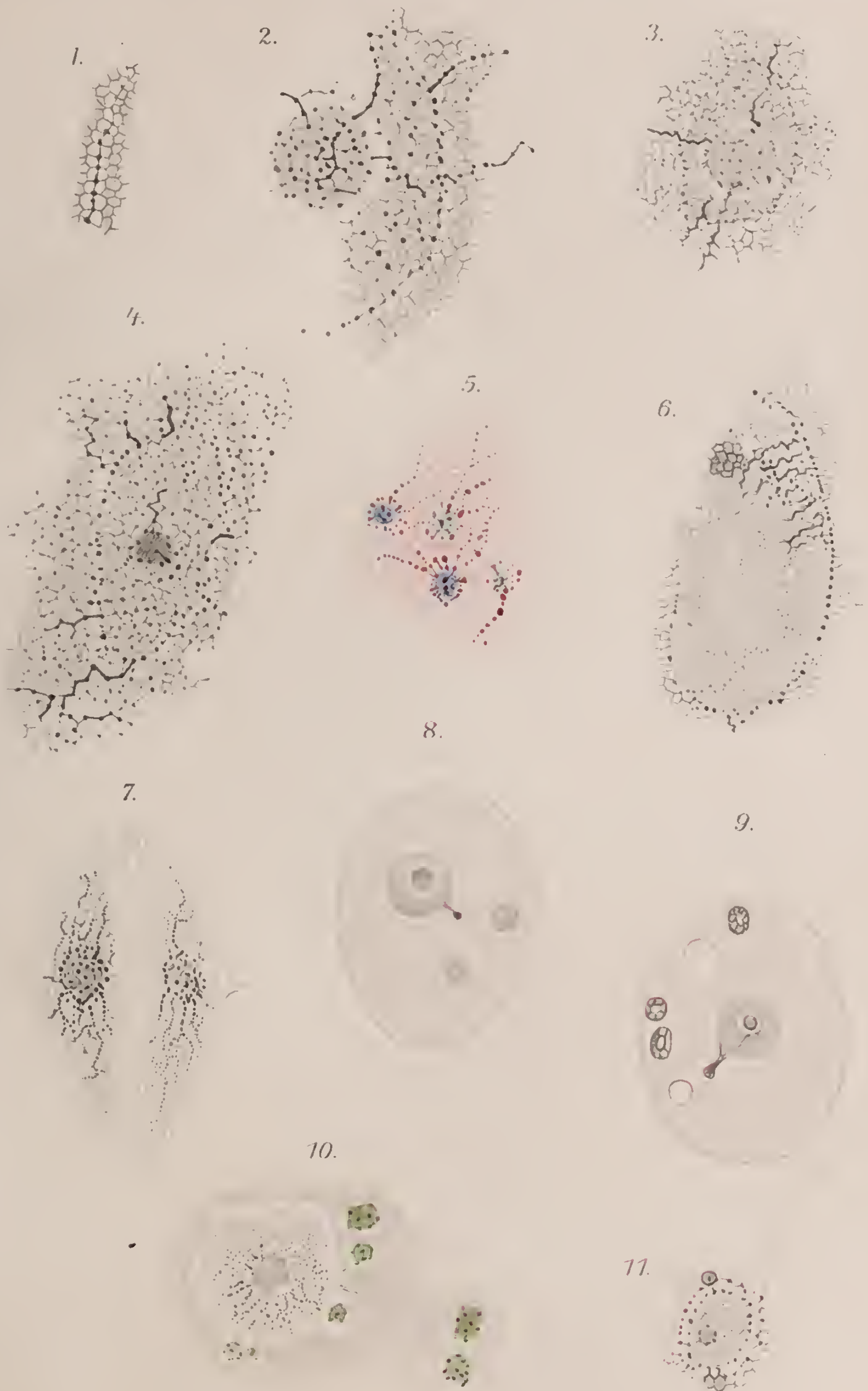
Fig. 18. *Fucus serratus.* Wie vorher.

Fig. 19. *Spirogyra communis.* Pyrenoide untereinander verbunden durch oxychromatische Fäden, die vom Kern ihren Ursprung nehmen.

Fig. 20. *Spirogyra quinina.* Oxychromatische Kernfortsätze zu den Pyrenoiden, ferner solche, die zu den Pyrenoiden der benachbarten Chromatophorenbänder gehen.

Fig. 21. *Cladophora spec.* Mehrere Kernfortsätze laufen auf ein Pyrenoid aus.

Fig. 22. *Cladophora spec.* An dem ältesten Pyrenoid konnte keine Verbindung mit dem Kerne mehr festgestellt werden.



v. Letschau
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

12.



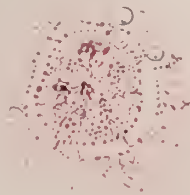
13.



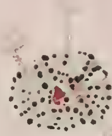
14.



15.



16.



17.



18.



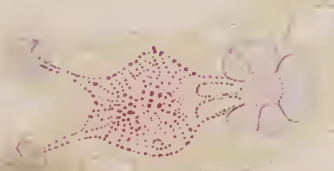
19.



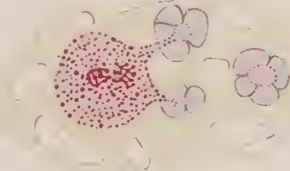
20.



21.



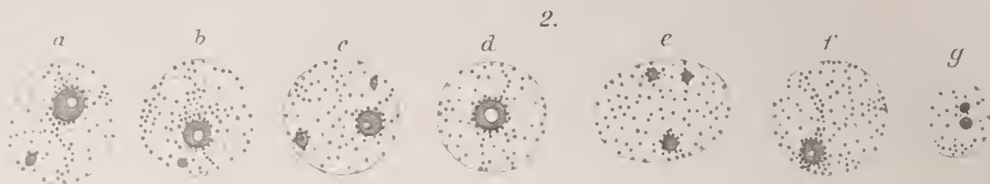
22.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

2.





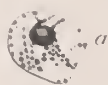
a

1.

b



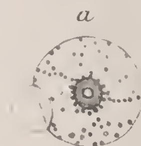
3.



b

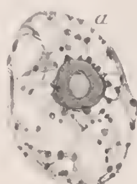


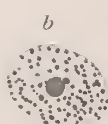
a 5. b





a 4. b





6.



7.





a

8.

b



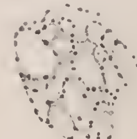
9.



10.



11.



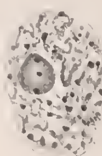
13.



12.



14.



15.



16.



17.

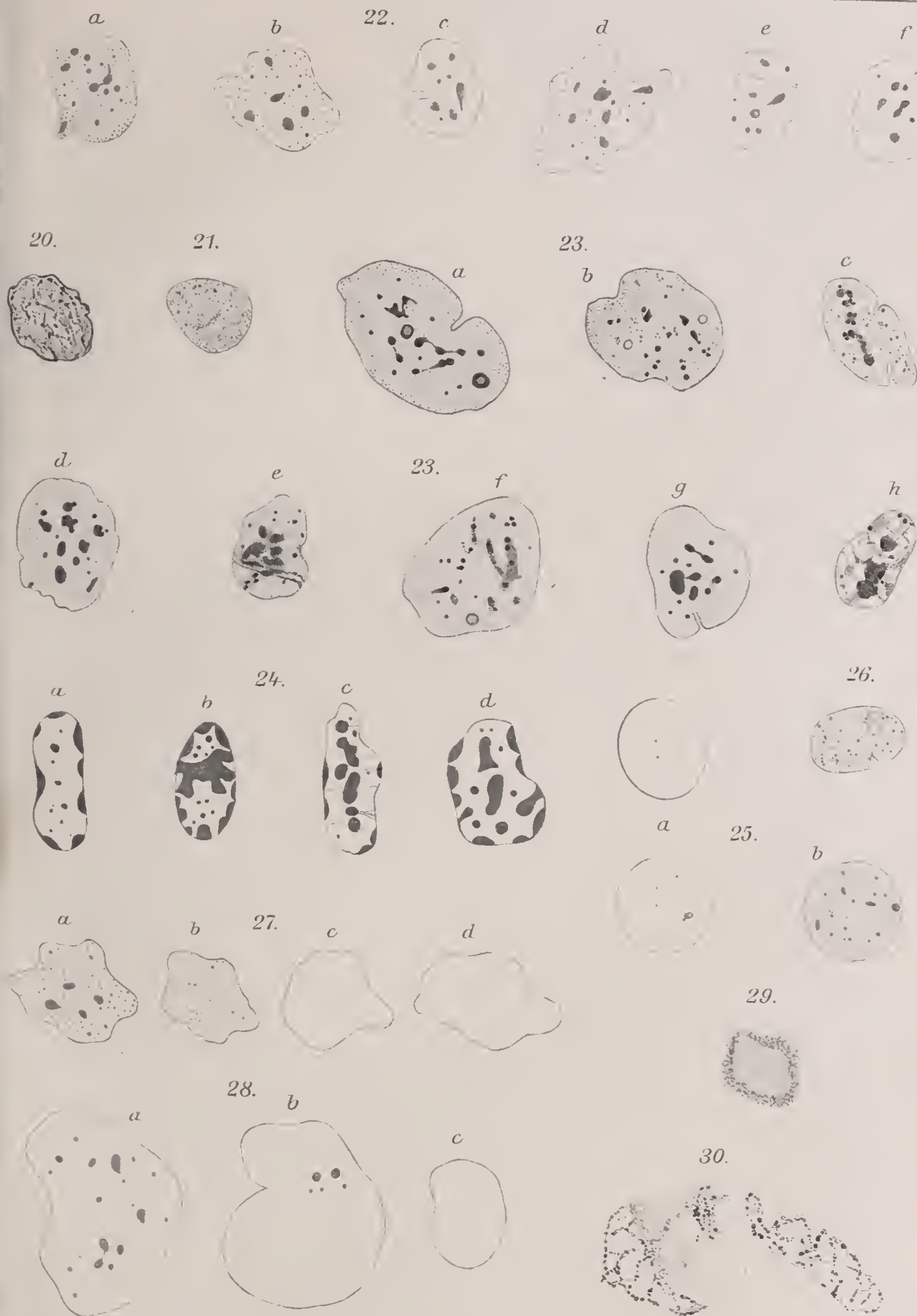


18.



19.





…gelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Beobachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen.

Von

Richard Gross.

(Aus dem Zoologischen Institut Halle a. S.)

Mit 13 Textfiguren und Tafel XV—XVI.

Inhaltsangabe.

I. Einleitung.

1) Der Zellkern galt bei seiner Entdeckung durch R. Brown und noch lange Zeit nachher als ein einfaches Bläschen mit verhältnismäßig fester peripherer Schicht (Membran) und einem oder mehreren in einer viscösen Substanz suspendierten Kernkörperchen (Schleiden, Schwann und Kölliker). Andere Autoren (Stricker, Frey) sahen ihn als einen homogenen Klumpen einer festeren Masse innerhalb der Zelle an. Seit den achtziger Jahren aber hat man besonders auf die Arbeiten Flemmings hin, in ihm ein basichromatisch färbbares Kerngerüst und eine Zwischensubstanz, für die R. Hertwig den Namen Kernsaft eingeführt hat, unterschieden. Das Kerngerüst stellt sich in konservierten Präparaten als ein weiteres oder engeres Netzwerk aus feinen Fädchen oder gröberen Strängen dar. Die eigentlich färbbare Substanz dieses Gerüstes nannte Flemming Chromatin, eine weniger tinktionsfähige, die er außerdem noch darin unterschied, erhielt später von Schwarz den Namen Linin. Sie soll, nach einigen Autoren, die mechanisch wirksame Grundlage der Fädchen abgeben. Die in den Knotenpunkten des Kernnetzes sichtbaren, unregelmäßig gestalteten Brocken erklärt Flemming als einfache Verdickungen desselben und gibt ihnen den Namen Netzknoten. Kleinere Körperchen, die häufig außerdem noch zu sehen sind, erklärt er dagegen als optische Durchschnitte des Kerngerüstes. Andere Autoren (Leydig, Eimer, Auerbach, Arndt) haben sie zwar als wirklich distinkte Körner angesehen. Trotzdem blieb aber die Flemmingsche Lehre allgemein dominierend. (Vgl. z. B. Heidenhain, Plasma und Zelle.)

Auf Grund der verschiedenen Färbbarkeit der kleinen Körperchen im konservierten Kern schloß Auerbach als erster, daß Flemmings Chromatin aus zwei färberisch und stofflich verschiedenen Substanzen bestände. Daraus entwickelte sich dann allmählich die von einigen Forschern vertretene Vorstellung, daß in allen Kernen diese beiden Stufen nebeneinander vorhanden wären, die eine als feinste Körnchen namentlich den Raum zwischen dem Gerüst mehr oder weniger füllend (das Oxychromatin Heidenhains), die andere im Gerüst selbst (Basichromatin). Es blieb dabei eine Streitfrage, ob dieses Basichromatin im Gerüst homogen oder als Körnchen auftritt. — Diese Anschauungen sind nun einerseits nur am gefärbten Präparat gewonnen, andererseits stammt das zur Untersuchung herangezogene Material zum größten Teile von Vertebraten, besonders Amphibien. Es ist daher einmal ganz unsicher, ob diese Beobachtungen auch für den lebenden Kern gelten, zumal in diesem nichts

davon zu sehen sein soll. Dann aber ist es sehr fraglich, ob diese Funde für alle Objekte maßgebend sind. Die obige Vorstellung wurde aus diesen Gründen auch nicht allgemein angenommen; indessen nur von wenigen bekämpft.

In neuerer Zeit wurde nun auch die ganze herrschende FLEMMINGsche Lehre angegriffen (TELLYESNICKY, DELLA VALLE) und die Behauptung aufgestellt, daß die von ihm und anderen beschriebenen Kernbilder nichts weiter als Schädigungsprodukte, wie Gerinnungen, seien, hervorgerufen durch die Wirkung der Konservierungsflüssigkeit. Die Strukturbilder der angeblich lebenden Kerne seien sehr wahrscheinlich schon Absterbeerscheinungen, da der wirklich lebende Kern, abgesehen von einigen freien Körnern, vollständig homogen wäre.

Zur Entscheidung dieser Fragen besitzen wir aber jetzt zwei Mittel, die eigentlich in der neueren Forschung noch nicht die gebührende Anwendung gefunden haben. Es erlauben uns einmal die Apochromate, die bei starker Vergrößerung noch sehr lichtstarke und scharfe Bilder liefern, leicht erfolgreiche Lebendbeobachtungen anzustellen. Insbesondere das Apochromat 1,5 mm (Objektivabstand) zeigte sich den anderen hierin weit überlegen und ergab bei den angestellten Prüfungen sehr gute Resultate. Sonderbarerweise ist diese Methode, die Beobachtung des Lebenden, auffallend wenig benutzt worden.

Weiter aber ist es möglich, durch künstliche Flüssigkeiten, wie z. B. das RINGERsche Gemisch, Kerne, die nicht im Tiere selbst untersucht werden können, längere Zeit überlebend zu erhalten.

Früher wurde zum gleichen Zweck Körperflüssigkeit benutzt, die bei großen Tieren ziemlich gute Dienste leistet. Bei kleineren Tieren ist es oft schwierig, Körperserum vollständig rein zu bekommen, da es beim Herauspräparieren des zu untersuchenden Objektes leicht durch Organsäfte und ähnliches verunreinigt werden kann. Dazu ist es stets möglich, daß Körperflüssigkeit zeitweise oder immer Stoffe (Fermente od. dgl.) enthält, die normalerweise in die Zelle nicht gelangen, und die im Falle, daß die Flüssigkeit, etwa beim allmählichen Absterben der Zelle in diese eindringt, die Kerne direkt schädigen würde. Als Notbehelf diente in früherer Zeit Jodserum, physiologische Kochsalzlösung und andere. Aber FLEMMING hatte z. B. schon die Wahrnehmung gemacht, daß in Kochsalzlösung oder Humor aqueus die Zellstrukturen sehr rasch quellen und erblassen, heute ist uns bekannt, daß derartige Flüssigkeiten sich wie langsam wirkende Gifte verhalten, vor allem gerade reines Kochsalz. Daß Quellung und ähnliche Veränderungen im RINGERschen Gemisch zumindest nicht ständig auftreten, haben die von mir damit angestellten

Prüfungen und Vergleiche ergeben (vgl. z. B. in Fig. 1, Taf. XV und Textfig. 1 a u. b). In den Prozentverhältnissen der Salze kommt es der Zellflüssigkeit wahrscheinlich nahe; und sicher fehlen ihm schädigende Beimischungen.

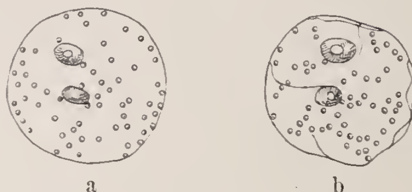


Fig. 1.
Speicheldrüsenkerne von *Limnaea*, a frisch, b nach 24 Stunden in Ringer-Lösung.

2) Bei den Untersuchungen fanden sich nun, wie hier vorweg genommen sei, mehrere Klassen von kleinen Körnern, deren verschiedene Größe und Lichtbrechung stoffliche Differenzen vermuten ließen. Es war also notwendig festzustellen, einerseits, ob in jedem Falle die Körner desselben Kernes von gleicher oder verschiedener Beschaffenheit sind und andererseits, wieweit die Körner der einzelnen Kerntypen einander homolog zu setzen wären. Für die Vergleichung der Körner untereinander konnte das gewöhnliche Mittel, die Färbung, nicht allein genügen, da feststeht, daß sich heterogene Stoffe häufig gleich färben. Deshalb wurden als weiteres Mittel Lösungsverfahren herangezogen, wie es von Carnoy und Zacharias, zum gleichen Zweck, mittels einer ganzen Reihe von Flüssigkeiten schon geschehen war. Nach diesen Autoren quillt Chromatin in destilliertem Wasser, in Kochsalzlösung bis zu 10%, in sehr verdünnten alkalischen Lösungen und anderen. Es geht unter Quellung allmählich in Lösung über in Kochsalzlösungen von 10—20%, in Ammoniak, selbst bei starker Verdünnung, in 10—20%igen Lösungen anderer Alkalien usw. Sofort gelöst wird es unter anderem in konzentrierter Salzsäure. In Essigsäure in Konzentrationen von 1—50% wird es ziemlich unverändert zur Fällung gebracht. Die Nucleolen leisten allen Mitteln, in denen die Chromatinsubstanz quillt, Widerstand. In 1—50%iger Essigsäure quellen sie auf, ohne in Lösung überzugehen.

Die Feststellungen dieser Autoren konnten jedoch nicht für jede Kernart maßgebend sein, weil damals nur Stoffe einer Art (»Chromatin«) bekannt waren bzw. von ihnen vorausgesetzt wurden, und sie an die Möglichkeit, daß generell verschiedene Körnchen vorhanden sein könnten, überhaupt nicht gedacht hatten. Ein weiterer Mangel der damaligen Untersuchungsmethoden war, daß man viele Beobachtungen nur an konserviertem Material angestellt hat; und gerade dieselben Autoren

hatten feststellen können, daß die Eigenschaften der Kernelemente durch jede Konservierungsflüssigkeit stark verändert werden. Bei den Versuchen am Lebenden aber war die Frage, ob eine Membran vorhanden ist oder nicht, allzusehr außer acht gelassen worden. Für den Fall ihres Vorhandenseins war einfach vorausgesetzt worden, daß sie für die angewandten Reagentien durchlässig sei. Ebenso hatte man stillschweigend eine Möglichkeit allseitiger Diffusion für die etwa gelöste Substanz der Strukturteile angenommen. Beides aber ist an sich unsicher. Es muß in jedem Falle die Frage gestellt werden, 1) ob überhaupt etwas von dem Reagenz einzudringen vermag, 2) ob es, wenn dies möglich ist, überall hingelangen kann, und 3) in welcher Konzentration dies geschieht. Dann muß besonders darauf geachtet werden, ob sich das etwa Gelöste in der Umgebung ausbreitet, und ob es endlich durch die Membran nach außen gelangen kann. — Da aber zur Lösung dieser Fragen Lebendbeobachtungen, wegen des geringen Brechungsunterschiedes der beeinflußten Kernteile, nicht ausreichen, wäre es notwendig, die Konservierung nach dem Versuch zur Ergänzung und zum Vergleich heranzuziehen. Indem durch sie optische Unterschiede vergrößert werden, können z. B. ungelöste Reste der fraglichen Körnchen und anderer Strukturteile klar sichtbar werden. Da ein solcher ungelöster Rest ja von anderer Beschaffenheit sein muß als der weggelöste Teil des Korns, so kommt es oft vor, daß er in seiner Lichtbrechung dem umgebenden Medium am Lebenden sehr angenähert ist. Ebenso kann eine bloße Quellung die ganzen Körner schon unsichtbar machen; die Konservierung erlaubt uns auch dann, unter Umständen, eine solche von völliger Lösung zu unterscheiden. — Aber über diese Hauptfrage, ob eine Lösung der Körnchen stattgefunden hat, wird sich auch bei dieser kombinierten Methode nur unter der Voraussetzung, daß die gelöste Substanz der Granula durch die Umgebung wegdiffundieren kann, etwas Sicheres erfahren lassen. Anderenfalls ist oft wohl kaum zu entscheiden, ob wirklich etwas gelöst war oder nicht, da die Konservierungsflüssigkeit künstlich Gelöstes ebenso niederschlägt, wie die Stoffe aus natürlichen Lösungen, und das gelöste Korn, unter Umständen in alter Größe, wiederherstellt. Leicht kann so der Anschein der Unlöslichkeit erweckt werden. Ebenso wird das konservierte Bild sehr verschieden ausfallen, je nachdem der Kern von der gelösten Substanz verlassen wird oder nicht. Im ersten Fall sind keine Körnchen von der alten Beschaffenheit mehr im Innern zu erwarten und das Ganze muß ein diffuses Aussehen zeigen; im anderen kann z. B., bei Voraussetzung allseitiger Diffusion der gelösten Substanz, eine gleichmäßig verteilte feine Körnelung auftreten. Sehr leicht können aber solche

Ausfällungen für vor dem Versuch vorhandene Strukturteile gehalten werden. Wieweit derartige Möglichkeiten etwa früher in Betracht gezogen wurden. geht aus den Angaben älterer Autoren nicht mit Gewißheit hervor.

3) Mit Beachtung dieser Schwierigkeiten angestellte Versuche haben aber dann den großen Vorteil, daß sie umgekehrt gleich ein Prüfungsmittel für den Zustand des Kernsaftes und die Beschaffenheit der Membran abgeben. Erscheinen nämlich z. B. die Körnchen nach der Konservierung an der alten Stelle wieder, so ist darin ein Beweis für eine viscöse bis gelatinöse Beschaffenheit der Grundsubstanz gegeben, sofern vorhergegangene Lösung sicherzustellen ist. Sind die Körnchen dagegen, nach der Ausfällung, nicht wieder am ursprünglichen Ort, so muß für die Grundsubstanz ein mehr oder weniger flüssiger Charakter angenommen werden; denn die gelöste Körnchensubstanz, d. h. alle in Frage kommenden chemischen Körper, hat zweifellos selbst kolloiden Charakter und würde durch ein kolloides Gel in ihrer Ausbreitung völlig gehemmt werden. Erscheinen aber körnige Ausfällungen von anderer Beschaffenheit wie früher, und gleichmäßig im Kerninnern verteilt, so kann dies ein Zeichen dafür sein, daß die Membran für das angewandte Lösungsmittel, nicht aber für das Gelöste, durchlässig war. Hierbei muß allerdings auch die Wirkung des Fällungsmittels berücksichtigt werden, das durch Entmischung der veränderten Grundsubstanz eventuell Körnchen erzeugen könnte; und zwar mag seine Wirkung je nach dem fällenden Reagenz verschieden sein.

4) Da bei den Reagentienversuchen auch die Nucleolen eine Änderung erfahren, wie schon Carnoy und andere gefunden haben, so tritt zu den obigen Fragen auch noch das alte Problem der »Nucleolarsubstanz«. Carnoy setzte nur eine solche Substanz voraus, obgleich schon Flemming, ebenso O. Hertwig u. a., in vielen Kernen gleichzeitig zwei in ihrem Verhalten verschiedene Arten von Nucleolen gefunden hatten. Danach ist aber die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß vielleicht zwei oder mehrere voneinander verschiedene Nucleolarsubstanzen vorkommen, — statt der gewöhnlich angenommenen einen, die nach der Meinung vieler Autoren durch verschiedengradige Mischung mit Chromatin jene abweichenden Nucleolentypen ergäbe. Bei einer Untersuchung hierüber müßte daher, neben dem Verhalten der Nucleolen an sich, besonders auf das differenter Typen, bzw. der Doppelnucleolen, geachtet werden.

Bei der Ausführung derartiger Versuche ist es ohnehin zweckmäßig, alle Strukturteile des Kernes zu beobachten, da ein Versuch geeignet ist, gleichzeitig über alle Teile gewisse Aufschlüsse zu geben.

Auf Grund solcher Erwägungen veranlaßte mich mein verehrter

Lehrer, Herr Professor Brüel, die vorliegende Arbeit zu unternehmen, die unter seiner Leitung ausgeführt wurde. Für die mir beständig dabei gewährte Unterstützung und Förderung bin ich ihm zu großem Danke verpflichtet. Ebenso spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Haecker, dem Direktor des Zoologischen Instituts, für seine Hilfe und das meiner Arbeit entgegengebrachte rege Interesse meinen besten Dank aus[1]).

II. Methodischer Teil.

1) Auswahl der Kerne.

Bei der Auswahl der Kerne kam es darauf an, die gegensätzlichen Haupttypen herauszugreifen. Es mußten also einerseits Kerne mit Netzknoten und »Oxychromiolen« zur Untersuchung herangezogen werden, andererseits solche, in denen gefärbte Präparate anscheinend nur Chromatinkörnchen erkennen lassen. Die konservierten Kernbilder der Amphibien zeigen uns am klarsten das erste Verhalten, während bei vielen Wirbellosen von Oxychromiolen mindestens zunächst nichts zu sehen ist. Da im Keimbläschen die Verhältnisse wieder anders liegen, ja ihm in manchen Zuständen Chromatinkörner und Oxychromiolen beide zu fehlen scheinen, wenigstens im Leben das Keimbläschen vielfach nichts davon zeigt, schien es notwendig, auch diese zum Vergleich zu benutzen. Bei der Kernwahl mußte außerdem auf leichte Zugänglichkeit des Materials geachtet werden, derartig, daß die Zellen womöglich durch einen einzigen Griff herauspräpariert werden konnten. Dabei waren solche Tiere vorzuziehen, die häufig vorkommen und in genügender Anzahl das ganze Jahr über zu haben sind. Ferner war es zweckmäßig, Objekte mit möglichst großen Kernen zu verwenden, die eventuell durch Zerzupfen oder Ausstreichen des Gewebes isoliert werden konnten, was noch den Vorteil bietet, nebeneinander Kerne in und außerhalb der Zelle beobachten und vergleichen zu können. Am idealsten liegen natürlich die Verhältnisse, wenn bei Häufigkeit des Objektes und ziemlicher Größe der Kerne noch die Möglichkeit der Lebendbeobachtung am intakten Tier gegeben ist.

Unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte erwies sich am geeignetsten:

a) Flemmings altes Objekt, Salamanderlarven, bzw. Tritonlarven,

---

[1]) Die Untersuchungen wurden bereits Ende 1913 abgeschlossen, die fertige Dissertation aber erst im Juli 1914 eingereicht. Da der Verf. unmittelbar nach der mündlichen Prüfung ins Feld rückte, verzögerte sich die Herstellung von Textfiguren usw. und damit der Beginn der Drucklegung bis zum Sommer 1915.

besonders letztere, da sie in größerer Menge zu beschaffen waren. Die Zellen bzw. Kerne sind zwar nicht gut isolierbar, doch war es gerade hier möglich, Kerne am sicher lebenden Tier zu studieren.

b) Die Speicheldrüse von *Limnaea stagnalis*. Die Kerne konnten trotz der Sekrettröpfchen gut beobachtet werden, indem sie, durch Zerzupfen des Gewebes, sehr leicht isolierbar sind. Daneben war eine Kontrolle durch Kerne im Zellverband genügend möglich.

c) Die Malpighischen Gefäße der Corethralarve. Lebendbeobachtungen am ganzen Tier sind hierbei allerdings nur mit schwacher Vergrößerung, wegen der Dicke des Objektes und der geringen Durchsichtigkeit, zu machen.

d) Die Eier von *Unio* und *Anodonta*, die wegen ihrer Häufigkeit und Größe sowie Isolierbarkeit des Keimbläschens vorteilhaft waren. Den Insekten- und Wirbeltiereiern wurden diese vorgezogen, weil sie im Leben nicht, wie jene, ganz strukturleer sind, sich also auch für meine Lösungsversuche eigneten. Weiter war es von Interesse, die Doppelnucleolen in ihrem Verhalten den Reagentien gegenüber zu prüfen.

2) Methode der Lebendbeobachtungen.

Um die Epithelkerne der Tritonlarven am vollkommen lebenden Tier untersuchen zu können, wurde folgendermaßen verfahren: aus Wachs wurde auf einem Objektträger ein Gehäuse verfertigt, so, daß das Ganze ungefähr das Aussehen eines Pantoffels hatte. Der Innenraum war so beschaffen, daß Kopf und Vorderkörper des Tieres bequem darin Platz finden konnten, und genügend Atemwasser zur Verfügung stand, doch darf der Raum nicht zu groß sein, da sonst die Larve nach der Seite ausweichen und sich umdrehen kann. Das Atemwasser wurde möglichst oft durch Zufließen erneuert und, damit genügend Wasser in der Höhlung war, der Objektträger mit vom Beobachter abgewandter Öffnung des Pantoffels gelegt und das Mikroskop um 30—40° geneigt. Wenn sich das Tier, nach dem Herausfangen aus dem großen Aquarium, im Urglase einigermaßen beruhigt hatte, wurde es durch Neigen des Glases kopfvor vorsichtig in das Gehäuse des bereit liegenden Objektträgers gleiten gelassen. Auf das äußerste Ende der herausragenden Schwanzflosse kam ein mit Wachsfüßchen versehenes Deckglas. Die Tiere blieben dann meist ruhig liegen, vorausgesetzt, daß sie von Druck und Erschütterung bewahrt waren. Nach kurzer Orientierung mit schwacher Vergrößerung wurde vorsichtig die Immersion (Apochromat 1,5 mm) eingestellt. Um ganz sicher zu gehen, daß die beobachteten Kerne durchaus lebend und normal waren, wurden nur solche ins Auge gefaßt, die in der Nähe von

Blutgefäßen lagen und bei Beginn einer etwaigen Stockung des Blutumlaufes der Versuch abgebrochen. Auch wurden nur Beobachtungen an Tieren benutzt, die sich nachher als völlig munter und ungeschädigt erwiesen. Über 10—15 Minuten sind die Versuche meist nicht ausgedehnt worden, da die Tiere entweder nicht länger ruhig liegen bleiben, oder Stockungen des Blutes beginnen.

Bei den Untersuchungen von *Limnaea* wurde die Schale des Tieres vorsichtig entfernt und mit einem raschen Schnitt durch den Kopf und vorderen Teil der Mantelhöhle Magen und Speicheldrüse freigelegt. Kleine Stückchen der Drüse wurden dann sofort entnommen, auf dem Objektträger in Körperflüssigkeit oder RINGERschem Gemisch zerzupft und unter dem umrandeten Deckglas mit der Immersion untersucht. Zur Ermittlung der besten Zusatzflüssigkeit wurden Vorversuche angestellt, die, wie ja zu erwarten war, eine Überlegenheit des RINGERschen Gemisches ergaben. Als Kriterium für die wirklich zuverlässigen Resultate dieser Lösung diente auch der Vergleich zwischen den im lebenden *Triton* beobachteten und in RINGER untersuchten *Triton*kernen, wobei sich in der zur Untersuchung nötigen Zeit von ungefähr 30 Minuten keine Änderung der in der Lösung befindlichen Kerne ergab (vgl. auch Textfig. 1).

Die Untersuchungen an den Kernen der Malpighischen Gefäße fanden hauptsächlich, nach Herauspräparieren, außerhalb des Körpers in Körperflüssigkeit oder RINGERschem Gemisch statt. Durch einen raschen Zug mit der Pincette, gelingt es leicht, den Enddarm mit den daranhängenden Gefäßen aus dem Körper herauszubringen. Bei den Beobachtungen in RINGERschem Gemisch empfiehlt es sich, die Larve vorher kurz mit Fließpapier abzutrocknen, da sonst das anhaftende Wasser die Stärke des Gemisches beeinflußt.

Die Muscheleier wurden ausschließlich in Ovarialflüssigkeit untersucht, da sich diese dafür am besten erwies. Abgesehen von den Beobachtungen am Strich- und Zupfpräparat, die wie gewöhnlich mit der Immersion angestellt wurden, machte ihre Größe es möglich, einzelne Keimbläschen unter dem Binocular zu isolieren und diese mit sehr spitzen Nadeln anzustechen. Außerdem konnten die isolierten Keimbläschen durch Strömungserregungen besonderer Art, die später geschildert werden sollen, zum Platzen gebracht werden. Von Nachteil waren aber dabei die unzureichende Vergrößerung des Binoculars und die umherschwimmenden Dotterkörner.

Bei allen Lebendbeobachtungen wurde das Deckglas mit Füßchen versehen und sofort umrandet. Besonderer Wert wurde auf möglichst schnelle Herstellung der Präparate und auf augenblickliche Beobachtung

gelegt. Durch die Verfolgung allmählicher Veränderungen und den Vergleich mit sicher lebenden Kernen (*Triton*) konnte festgestellt werden, daß Umwandlungen in der Kernstruktur meist erst nach längerer Zeit beträchtlich werden. Und da im sicher lebenden Tritonkern gerade die reichste Innenorganisation zu sehen war, konnte mit Sicherheit angenommen werden, daß auch das Wenigere, was die andern zeigten, dem lebenden Bild entsprach.

3) Lösungsversuche.

A. Auswahl der Reagentien.

Bei der Auswahl der Reagentien lag es nahe, solche zu benutzen, die auch Carnoy. Zacharias u. a. zu ihren Versuchen gedient hatten, da ihre Resultate dann als Grundlage benutzt und vergleichsweise herangezogen werden konnten. Diese Autoren haben ganz folgerichtig Lösungsmittel für Nucleoproteide durchgeprüft, weil dies die einzige chemisch charakterisierbare Substanz war, die man im Zellkern kannte; und zwar benutzten sie: Wasser, starke Mineralsäuren, Alkalien, kohlensaure Alkalien und manche Neutralsalze z. B. Kochsalz. Es galt nun, aus denselben Klassen von Lösungsmitteln je eins (oder zwei) herauszugreifen, und zwar nur solche, die auch den Autoren dazu gedient hatten, mit Berücksichtigung aber ihrer Eindringungsfähigkeit, die empirisch festzustellen war. Folgende Reagentien wurden danach ausgewählt:

1) Destilliertes Wasser,
2) Konzentrierte Salzsäure,
3) Ammoniak 5%.
4) Natriumcarbonat 10%,
5) Kochsalzlösung 10%.

Bei konzentrierter Salzsäure ist ein Eindringen an der Heftigkeit ihrer Wirkung ohne weiteres zu erkennen, für destilliertes Wasser anzunehmen, da es ja durch alle tierischen Membranen geht. Für Ammoniak mit seiner z. B. von Warburg festgestellten Durchdringungsfähigkeit dürfte ein Eindringen an sich nicht zu bezweifeln sein. Es wurde neben Natriumcarbonat, von dem an sich eine ähnliche Wirkung zu erwarten war, benutzt, weil dessen Eindringen nach Warburg zweifelhaft war. Wenigstens fand dieser bei seinen Versuchen am Seeigelei, daß NaOH nicht in das Ei eindringt, also wohl die Na-Ionen nicht hineingelangen können. Wie sich nun dort trotzdem eine Wirkung des NaOH im Ei bemerklich macht, so könnte auch hier die beobachtbare Wirkung des Natriumcarbonats indirekt bzw. durch Hydroxyl-Ionen allein verursacht sein. Aus dem genauen Vergleich der Wirkung des Ammoniaks im Kern, mit

der des kohlensauren Alkalis, ist es aber möglich, ein Eindringen des Natriumcarbonats mit Wahrscheinlichkeit zu erschließen. Nachdem dann hier ein Eintreten der Na-Ionen in manche Kerne festgestellt schien, konnte auch Kochsalz herangezogen werden, denn es ist wenigstens kaum anzunehmen, daß die Cl-Ionen das Eindringen hemmen, wenn die Na-Ionen hineingehen, um so weniger als sie bei der Salzsäure hineingelangten. Außerdem bewiesen »plasmolytische« Erscheinungen im Kern (s. S. 318) die Durchdringbarkeit wenigstens der »Membran« gerade beim Kochsalz. Sollte aber wirklich nicht bei allen Reagentien die Lösung ungeändert an den Lösungsort gelangen, so bleibt der Vergleich der einzelnen Kerne, der unser Hauptzweck ist, doch instruktiv.

B. Versuchsanordnung.

Die Lösungsversuche an den einzelnen Kernen wurden hauptsächlich unter dem Mikroskop ausgeführt, und zwar so, daß die Flüssigkeiten auf der einen Seite des mit Füßchen versehenen Deckglases zugesetzt und auf der anderen abgesaugt wurden. Auf diese Weise fand ein langsames kontinuierliches Fließen statt. Die Beobachtungen wurden so angestellt, daß von den in Körperflüssigkeit oder Ringerschem Gemisch liegenden normalen Kernen, einer mit dem Apochromat 1,5 mm 5—10 Minuten studiert und skizziert wurde. Darauf wurde das betreffende Reagenz langsam zufließen gelassen und die Wirkung desselben auf den Kern sofort und bis zu einer halben eventuell bis zu einer Stunde dauernd verfolgt. Die sofortigen Änderungen oder Nichtänderungen, ebenso die nach $1/4$, $1/2$ und 1 Stunde wurden vermerkt. Nach 1 Stunde wurden die kontinuierlichen Beobachtungen gewöhnlich abgebrochen, das Präparat aber (wenn möglich derselbe Kern) nach 3, 6 und ungefähr 24 Stunden nochmals untersucht, und die inzwischen eingetretenen Veränderungen wieder festgelegt. Andere Präparate wurden in denselben Zeitabständen mit 3%iger Essigsäure, Zenker, 96%igem Alkohol, Sublimat-Alkohol-NaCl konserviert, nachdem sie in der gleichen Weise bis dahin beobachtet worden waren. Es gelang häufig, denselben Kern so nacheinander frisch, beeinflußt und dann konserviert zu betrachten. Die verschiedenen Konservierungsflüssigkeiten wurden angewandt, um die Wirkung der einzelnen beim Niederschlagen kennen zu lernen. Die Konservierungsflüssigkeiten, destilliertes Wasser, Farbstoffe usw. wurden unter dem Deckglas durchgesaugt. Daneben wurden zur Kontrolle kleine Stückchen desselben Materials im Tubus mit dem betreffenden Reagenz behandelt und ebenfalls in Zeiträumen von $1/4$, $1/2$, 1, 3 und 24 Stunden mit Zenker, Flemmingschem Gemisch, Herrmannscher Flüssigkeit, Pikrinsalpetersäure, Sublimat-Alkohol + NaCl konserviert und ge-

schnitten. Die Kerne dieser, mit Haematoxylin Delafield, Haematoxylin Heidenhain, Safranin oder Haematoxylin Del. + Safranin gefärbten Schnittpräparate wurden dann untereinander und mit den dazu gehörigen, unter dem Mikroskop angestellten Beobachtungen verglichen.

Diese ausgedehnten Beobachtungen nach abgestuften Zeiträumen sind deshalb unternommen worden, weil wir nichts Sicheres über die Diffusionsgeschwindigkeiten der gelösten Strukturteile wissen. Wenn nur das Eintreten der Lösungsflüssigkeit gehemmt wäre, würde es ja genügen, die Objekte in der betreffenden Flüssigkeit längere Zeit zu lassen, und dann die Veränderungen festzustellen. Wenn aber die Verhältnisse des Kerninnern kein einfaches Wegspülen der gelösten Substanz, etwa beim kräftigen Durchsaugen der Lösungsflüssigkeit, gestatten, so bleibt nur Diffusion übrig, um das Gelöste nach außen zu befördern. Im letzten Fall wird eine nur allmähliche Verminderung der gelösten Substanz, eventuell bis zum vollständigen Verschwinden, erfolgen können, was sich erst nach einem Intervall von vorher unbestimmbarer Dauer (in jedem Fall anderer) bemerkbar machen wird. Ist nun nach einiger Zeit, vielleicht nach mehreren Stunden, noch keine kenntliche Verminderung eingetreten, so ist damit so wenig wie Unlöslichkeit eine Undurchlässigkeit bewiesen, da Verminderung später ja immer noch deutlich werden kann. Durch eine kontinuierliche Verfolgung der Vorgänge läßt sich andererseits zum Teil feststellen, ob an einem späteren Austreten des Gelösten eine durch die Lösungsflüssigkeit hervorgerufene letale Veränderung der Permeabilität, oder die natürliche z. B. viscöse Beschaffenheit des Kernsaftes die Schuld tragen.

Wenn eine Verminderung, infolge zu schwacher Lichtbrechung der gelösten, bzw. gequollenen Substanz aber im Leben nicht nachgewiesen werden kann, so ist uns, wie schon in der Einleitung erörtert, durch die Konservierung der verschieden lange behandelten Kerne ein Mittel an die Hand gegeben, durch das sie zu jeder Zeit geprüft werden kann. In den konservierten Präparaten wird eine Verminderung des Gelösten in einer solchen der Niederschläge zum Ausdruck kommen. Ein Vergleich zwischen den lebenden Lösungsbildern und den konservierten Präparaten erlaubt schließlich auch einen Schluß auf den Lösungsgrad der Strukturteile, sowie auf die Diffusionsverhältnisse im Kerninnern und in der Membran (s. Einleitung 2 und 3).

III. Untersuchungen.

Wir wollen nun zunächst Kern für Kern durchsprechen; zuerst in jedem Fall stets die Lebendbeobachtungen und daran anschließend die einzelnen Reagentienversuche.

A. Limnaea stag.

1) Lebendbeobachtungen am Kern der Speicheldrüse.

Die beim Zerzupfen der Speicheldrüse freigewordenen Kerne schwimmen meist über den Sekrettröpfchen der Drüse und sind leicht zu beobachten. Die im Zellverband eines Drüsenfollikels liegenden sind etwas schwieriger zu sehen, da das Sekret störend wirkt, doch nicht in dem Umfange, daß ein sicheres Erkennen verhindert wird. Bei allen Beobachtungen waren in den Kernen abgesehen vom Nucleolus stets noch andere Inhaltskörper wahrzunehmen, auch auf Präparaten, die so rasch als möglich hergestellt und angesehen worden waren. Da nun diese Inhaltskörper den sogenannten Chromatinkörnchen der konservierten gefärbten Präparate nach Lage und Zahl entsprachen, so mögen sie auch fortan als solche bezeichnet werden. Es handelt sich hierbei fraglos um isolierte, durch ihre stärkere Lichtbrechung scharf von der Umgebung abgesetzte Körner und nicht wie von Flemming und anderen angenommen wurde, um die optischen Durchschnitte eines Netzwerkes. Die Gestalt der Chromatinkörnchen war stets, soweit sich dies feststellen ließ, mehr oder weniger rund und die Größe unter sich annähernd gleich. In einigen Kernen lagen sie stets in gleichen Abständen im Innern verstreut, in anderen dagegen war eine gewisse Anordnung festzustellen. So konnte man zuweilen perlschnurartige Reihen beobachten, die mit dem einen Ende am Nucleolus ansetzten und mit dem anderen an der Peripherie des Kernes endigten. Oder die Anordnung war unregelmäßiger, die Körnchen lagen dann an besonderen von Fall zu Fall wechselnden Stellen scharenweise zusammen, sie bildeten »Körnerinseln«.

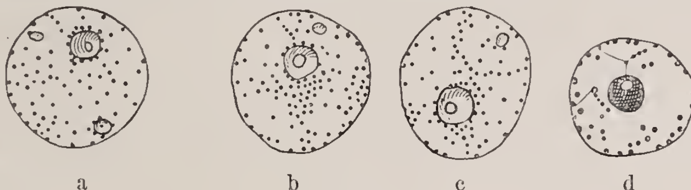


Fig. 2.
a—c frisch, d konserviert.

Wenn wir z.B. den in Fig. 2a der Tafel XV (ähnlich auch Textfig. 2a) dargestellten Kern ansehen, so können wir in ihm an zwei Stellen eine perl-

schnurartige Anordnung unterscheiden, wobei gewöhnlich ein Körnchen hinter dem anderen liegt; so entsteht je eine Reihe, die vom Nucleolus nach dem Kernrand verläuft. Zwischen den einzelnen Körnchen ist ein deutlicher Abstand, von Verbindung der Körnchen untereinander, durch Fäden etwa, ist nichts zu sehen. An manchen Stellen der Schnur liegen die Granulas nicht nur hintereinander, sondern auch nebeneinander. Um den Nucleolus ist, wie dies bei den meisten Kernen vorkommt, eine Ansammlung der Körnchen zu sehen, während andere Stellen des Kernes vollständig körnchenfrei sind. Links unten liegt ein kleiner Brocken, der nach der Konservierung chromatische Färbung annahm, und sich bei Lösungsversuchen in entsprechenden Kernen auch wie das Chromatin verhielt (Caryosom?). Im Kern der Fig. 2b Taf. XV liegen die Körnchen weniger in Reihen angeordnet, sondern in breiten Feldern nebeneinander, besonders wieder in der Nähe und um den Nucleolus. Auch hier befinden sich dazwischen Stellen, die völlig körnchenfrei sind. Der Kern der Fig. 2c zeigt eine regelmäßigere Verteilung der Chromatinkörnchen als die beiden ersten. Hier sind wieder deutlich Reihen zu unterscheiden und außerdem ein Anhängen der Körnchen an den Nucleolen. Fig. 2d Taf. XV zeigt ein ähnliches Bild, doch sind hier größere körnchenfreie Zonen vorhanden, außerdem ist ein feines, eben sichtbares Fädchen bemerkenswert, dem aber nur wenige Chromatinkörnchen anhängen. Derartige Fädchen wurden nur selten gefunden. Bei dem Kern der Fig. 2e kann von einer Anordnung der Granula nicht gesprochen werden, da die Verteilung ziemlich regelmäßig ist. An den Nucleolen, einem größeren unregelmäßig gestalteten und zwei kleineren, sehen wir wieder einige Körnchen anhängen, am größeren mehr, an den kleineren weniger. Das Bild Fig. 2f ist ähnlich dem des Kernes der Fig. 2a, unterscheidet sich aber von allen den vorhergehenden durch die eine Körnchenreihe, bei der ziemlich regelmäßig zwei Körnchen nebeneinander liegen[1]). Der Kern der Fig. 2g ist dem in Fig. 2c dargestellten ähnlich.

Vergleichen wir damit nun die Kernbilder des konservierten und gefärbten Materials, so finden wir fast in allen Kernen kürzere oder längere Fädchen, Fig. 3 Taf. XV, die in manchen ein regelrechtes Netz bilden, Fig. 4 Taf. XV, an dem die Chromogranula anhängen. Bei Konservierungen mit Flemmingschem Gemisch ist dagegen von einem Netzwerk nichts zu sehen. Die Chromatinkörnchen selbst zeigen meist Unterschiede in der Größe, wie in Fig. 4 u. 4a Taf. XV

[1]) Es sei hier gleich erwähnt, daß keine Mitosen in den Drüsen gefunden wurden.

zu sehen ist. Neben solchen von der Größe der in den lebenden Kernen vorkommenden finden sich hier oft noch bedeutend kleinere Körnchen. Ob diese durch Niederschlagung aus der Grundsubstanz dazugekommen, oder ob es durch die Konservierungsflüssigkeit geschrumpfte Chromatinkörnchen sind, würde sich durch vorhergehende Zählung der Körnchen im lebend beobachteten Kern ermitteln lassen. Da die Granula dort aber nur geringe Lichtbrechung besitzen und sich außerdem in Brownscher Bewegung, auf die gleich näher eingegangen werden wird, finden, ist es nicht möglich, ihre Zahl so genau, als nötig wäre, festzustellen. (Die Zahl der Mittelebene eines Kernes läßt sich eher bestimmen, aber auch nur ungefähr, sie beträgt bei den Kernen der Fig. 2a—g Taf. XV im Durchschnitt 86[1].) Manche Stellen des Kerninnern sind vollkommen ungefärbt und körnchenfrei, an anderen ist ein schwachgefärbter Substanzschleier vorhanden, der im Leben unsichtbar ist.

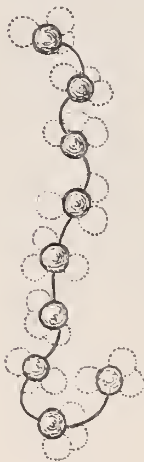
Nun fragt sich, wieweit die eben geschilderte Körnchenverteilung im Einklang mit der Gerüstvorstellung steht. Ein starkes Argument für ein Kerngerüst wären einmal die Bilder eines Teils der konservierten Kerne, das andere Mal die reihenweise Anordnung eines Teils der Chromatinkörnchen in den lebend beobachten Kernen. Ganze derartige Körnchenreihen können in Schwingung geraten, allerdings nicht beim normalen Kern, sondern nach Reagentienwirkung. Wir haben es demnach dann sicher mit Fadenstrecken zu tun und nicht, wie etwa angenommen werden könnte, mit Spalten der Grundmasse, in denen die Körnchen reihenweise angeordnet liegen. Es fragt sich nur, ob diese Fädchen nicht schon der Anfang einer Erstarrungsschrumpfung sind. Es könnte nämlich in diesen Kernen die Erstarrung an einzelnen Strecken ihren Anfang nehmen und die erstarrten Balken könnten nachher zu Fädchen zusammenschrumpfen. — Auf diese Annahme wäre später zurückzukommen. — Nun sehen wir aber, wie gesagt, schon im Lebenden zwar keine Fädchen, aber Reihen von Körnern. Daß es sich hier schon um Artefakte handeln könnte, ist sehr unwahrscheinlich, da auf schnelle Herstellung der Präparate der größte Wert gelegt wurde. Außerdem müßten diese Reihen dann, nach einiger Zeit, in fast allen Kernen auftreten, was nicht der Fall ist. Da eine solche Lagerung der Körnchen auch nicht auf Zufall beruhen kann, weil ein erheblicher Prozentsatz sie zeigt, muß wohl etwas anderes vorhanden sein, das diese Anordnung veranlaßt. Für eine Reihenbildung durch genetische Zusammenhänge liegen keine Gründe vor. Am wahr-

[1]) Körnige Gerinnungen, welche durch Reagentienwirkung aus dem Kernsaft entstehen können, werden schon von Flemming beschrieben, es ist daher wahrscheinlich, daß die fraglichen kleineren Körnchen auf diese Weise zustande gekommen sind.

scheinlichsten bleibt also die Existenz von Fäden oder fadenartigen Verdichtungen der Grundsubstanz des Kernes.

Eine andere Frage ist es, ob diese mit dem Netzwerk, wie es manche konservierte Kernbilder zeigen und wie es deshalb meist als bestehend angenommen wird, in ihrer Lagerung bzw. in ihrer Substanzmenge identisch sind. Wenn sie Teile eines solchen Netzes, mit engen Maschen und Verknotungen, wären, so würde ein starkes Hin- und Herschwingen nicht möglich sein. Ebenso spricht die individuell verschiedenartige Verteilung der Körnchen in den oben beschriebenen Kernen sehr dagegen, besonders in Fig. 1f Taf. XV die Körnchendoppelreihen, und Fig. 1b, wo neben Körnerinseln größere vollständig körnchenfreie Partien vorhanden sind. Ein starker Beweis gegen ein geschlossenes Netzwerk, dem alle Chromogranula anhängen, ist schließlich auch die Brownsche Bewegung der Körnchen.

An den Chromatinkörnchen zeigen sich nämlich eigentümliche Bewegungserscheinungen, die 1827 von dem englischen Botaniker R. Brown an Pflanzenpollen, der in Wasser suspendiert war, entdeckt und in der Folge bekanntlich nach ihm benannt worden sind. Die Körnchen führen eine zitternde und rotierende Bewegung am Ort aus, die auch eine einseitig gerichtete Form annehmen kann, dabei erfolgt sie nicht nur in einer Ebene, sondern nach allen Richtungen des Raumes hin (Textfig. 3). Hauptsächlich trat aber nur die zitternde rotierende Bewegung auf, und zwar fanden sich auf demselben Präparat nebeneinander Kerne mit lebhafter und solche mit schwächerer Bewegung. Die in Reihen liegenden Körnchen waren dabei stets in Ruhe.


Fig. 3.

Nach den bekannten physikalischen Bedingungen der Brownschen Bewegung müssen ja nun die Bewegungen kleiner Teilchen um so intensiver sein, je kleiner sie sind, solche von über 4 μ Durchmesser zeigen die Erscheinungen nicht. Teilchen von 1 μ Durchmesser erleiden bereits Verschiebungen von 1 μ. Andererseits ist die Bewegung abhängig von der Zähigkeit des Einschlußmittels, was mit Sicherheit einen Rückschluß auf die Grundsubstanz zuläßt. Wenn nämlich an körnigen Einlagerungen von entsprechender Größenstufe eine oszillierende Bewegung wahrzunehmen ist, so müssen sich jene Körner in einem flüssigen Medium befinden, sind sie dagegen bewegungslos, so ist das Medium ein Gel oder mindestens sehr viscös.

Wir finden nun die Nucleolen, als über 4 μ messend, in der Tat stets in Ruhe, die Bewegungsintensität der Körner nach ihrer Größe abgestuft. Die physikalischen Eigentümlichkeiten des Phänomens also in der hier beobachteten Erscheinung alle bewahrheitet. Wir dürfen daher die Bewegung als BROWNsche ansehen und gelangen so zu dem sicheren Rückschluß, daß in solchen Fällen die Grundsubstanz der Kerne flüssig ist. Und andererseits, daß die Granula keinem geschlossenen Netzwerk eingefügt sein können.

In destilliertem Wasser trat, wie schon hier gesagt sei, nach einiger Zeit eine Steigerung der Bewegung auf, was also ein allmähliches Flüssigerwerden der Grundsubstanz beweist.

Die Nucleolen sind durch starkes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet und daher leicht zu sehen. Sehr häufig sind sie vollkommen rund oder elliptisch und enthalten eine, seltener mehr Vacuolen (Fig. 1 Taf. XV). Der Durchmesser beträgt, wie erwähnt, im Mittel ungefähr 4 μ. Meist einer, können in einem Kern auch zwei gleichgroße, ein größerer und ein kleinerer, drei ungefähr gleichgroße, ein großer und zwei kleinere, bisweilen, aber selten, auch mehr Nucleolen vorkommen.

Darüber, ob der lebende Kern eine Membran besitzt, war bei diesen Untersuchungen nichts auszumachen.

Die Gestalt der Kerne war meist regelmäßig rund oder auch elliptisch. Weniger häufig traten Kerne auf mit unregelmäßiger Gestalt, die wahrscheinlich auf Schrumpfung eventuell auch auf Verletzung zurückzuführen ist. Für die zur Untersuchung herangezogenen Kerne schwankte, sofern sie rund waren, der Durchmesser zwischen ungefähr 8—30 μ.

Eine eigentümliche Erscheinung an ganz oder teilweise außerhalb des Zellverbandes, in Zellflüssigkeit oder RINGERschem Gemisch liegenden Kernen war das allmähliche Auftreten von einer, bisweilen auch mehreren kuppelförmigen Vorwölbungen an irgendeiner beliebigen Stelle. (Fig. 5 Taf. XV.) Ursprünglich war bei schwächerer Vergrößerung nur ein rundes Loch in der »Membran« zu konstatieren, und die Kerne schienen eine Einstülpung zu besitzen. Erst bei näherer Untersuchung und Benutzung des Apochromaten 1,5 mm konnte das Vorhandensein dieser, wie Blasen aussehenden Gebilde festgestellt werden. In denselben war kein sichtbarer Inhalt wahrzunehmen, es gelang auch nicht, durch Druck auf das Deckglas Chromatinkörnchen etwa hineinzupressen, ebensowenig gelang es, durch Druck die Blase wegzubringen. Die Zeit, nach der sie auftraten, war ziemlich verschieden. Während einige Kerne schon bald nach der Herstellung des Präparats solche zeigten, traten sie bei anderen erst später auf. Wieder andere besaßen selbst nach Stunden keine. Der

Durchmesser eines Kernes, der allmählich zwei Blasen bekam, ging von ungefähr 19 auf 17,5 μ zurück.

Da der Gedanke an osmotische Druckwirkung verbunden mit ungleichmäßiger Resistenz der Membran nahelag, wurden Versuche mit wechselndem Salzgehalt der künstlichen Flüssigkeit angestellt. Die Blasen traten dabei auch an den in 0.7, 0.6 und 0,5%igem Ringerschem Gemisch, 1,5 und 0.7%iger Kochsalzlösung und in verdünntem Hühnereiweiß[1]) liegenden Kernen auf. In 1,5%iger Kochsalzlösung waren sie jedoch schwächer. Bei Zusatz von destilliertem Wasser wurden die Blasen deutlich größer.

Das Erscheinen der Blasen schien demnach wirklich durch osmotische Druckwirkung verursacht.

Wie wir nun sehen werden, dringen die meisten in Betracht zu ziehenden Salze ohne weiteres durch die lebensfrische Kernoberflächenschicht. Man muß also entweder annehmen, daß durch die Isolierung von Kernen die Membranverhältnisse geändert werden können; oder auch an Entmischung anderer Substanzen von genügendem osmotischem Wert, für welche die Membran impermeabel ist, im Kerninnern denken. Für unsere Beurteilung hier ist es aber besonders wichtig, daß nicht an allen isolierten Kernen die Veränderung geschieht.

2) Lösungsversuche.

a) Wirkung des destillierten Wassers.

Bei Zusatz von destilliertem Wasser zu den unter Deckglas in Körper- oder Ringerscher Flüssigkeit liegenden Speicheldrüsenkernen schrumpfen diese momentan, um darauf ziemlich beträchtlich zu quellen. Die Chromatinkörnchen quellen ebenfalls und verschwinden in einigen Kernen ganz, in anderen sind wenige schwach lichtbrechende Körnchen nach Stunden noch wahrzunehmen, auch wenn destilliertes Wasser kontinuierlich durchgesaugt wird.

In einigen Kernen eines Präparates, das umrandet gelegen hatte, war nach 6 Stunden, bei einem anderen nach 18 Stunden, regelmäßige feinkörnelige Ausfällung eingetreten. In direkt daneben liegenden Kernen dagegen war keine Ausfällung erfolgt. Bei Konservierung der beeinflußten Kerne nach kurzer Zeit, oder innerhalb der ersten 3 Stunden, erscheinen die Chromatinkörnchen wieder in alter Größe und an der

---

[1]) Das Hühnereiweiß war mit 0,7prozentiger Kochsalzlösung verdünnt worden, in Verhältnissen von

1 Teil Eiweiß zu 1 Teil 0,7%. Kochsalzlösung,
1 Teil Eiweiß zu 2 Teilen 0,7%. Kochsalzlösung,
1 Teil Eiweiß zu 4 Teilen 0,7%. Kochsalzlösung.

früheren Stelle. Die Zahl der in der Mittelebene der Kerne liegenden Granula ist, soweit es sich feststellen läßt, dieselbe geblieben wie vorher. Nach 6stündiger und längerer Behandlung mit destilliertem Wasser treten dagegen nach der Konservierung in manchen Kernen neben Körnchen in alter Größe (Chromogranula) kleinere, regelmäßig im Kerninnern verteilte Granula auf, die dieselben Farben wie die Chromatinkörnchen annehmen. In einigen Kernen sind diese kleinen Körnchen sehr zahlreich, in anderen daneben liegenden, gleichlang behandelten, scheinen sie weniger häufig zu sein, doch verhält sich, wie bereits erwähnt, nur ein Teil der Kerne so.

Zum größten Teil ist also in den Kernen, durch die Konservierung, die Quellung einfach zurückgegangen und die Chromogranula sind an ihrer alten Stelle wieder erschienen. In den übrigen Fällen dagegen hat das destillierte Wasser eine mehr oder weniger starke Änderung hervorgerufen. Da die Körnelung hier dichter und regelmäßiger den Kernraum erfüllend auftritt, und die meisten Körnchen kleiner sind als die Chromatinkörnchen, könnte in den betreffenden Kernen auf die Quellung eine Lösung gefolgt sein. Sehr wahrscheinlich hat aber auch eine Ausfällung (Entmischung) aus der veränderten Grundsubstanz durch die Konservierungsflüssigkeit stattgefunden.

Die Nucleolen sind in allen Fällen nach der Beeinflussung mit destilliertem Wasser noch zu sehen, in manchen Kernen aber nur wenig lichtbrechend. Nach der Konservierung war entweder am Nucleolus keine Änderung wahrzunehmen, oder er war von einem hellen Hof umgeben, außerhalb dessen alle ihm vorher aufliegenden Chromogranula in einem bestimmten gleichmäßigen Abstand lagen. Es deutet dies entweder auf eine Quellung des äußeren Teiles oder auf eine vollständige Quellung des Nucleolus vor der Konservierung hin.

Das Volumen eines mittleren Kernes wurde durch die Quellung in Wasser um ungefähr $1^1/_3$ größer. Bei der Konservierung schrumpfen die Kerne wieder, nach kürzerer Wasserwirkung weniger, nach längerer mehr, dabei kommt es vor, daß die Schrumpfung gleichlang behandelter Kerne verschieden stark ist.

Auf Kontrollschnitten von Drüsenstückchen, die im Tubus in destilliertem Wasser gelegen hatten und in Abständen von 1, 3, 24 und 48 Stunden konserviert worden waren, fanden sich ähnliche Verhältnisse wie die eben beschriebenen. Nach einstündiger Behandlung mit destilliertem Wasser waren auf den Schnitten dreierlei Kerne zu sehen. Erstens solche, die noch ziemlich normales Aussehen hatten; diese waren aber wenig zahlreich vertreten. Zweitens geschrumpfte Kerne mit heller

ungefärbter Grundsubstanz zwischen den einzelnen Chromatinkörnchen (Fig. 6 Taf. XV), und drittens stark geschrumpfte Kerne mit gleichmäßig diffus gefärbtem Kernplasma dazwischen. Um die meisten Kerne, auch um die wenig geschrumpften war ein von Zellplasma freier ungefärbter Hof, ein Zeichen einer Quellung der betreffenden Kerne vor der Konservierung. Die Nucleolen liegen in einem ähnlichen körnchenfreien Hof, wie dies oben schon beschrieben ist.

Die Kernbilder von Drüsenstückchen, die bis zu 3 Stunden in destilliertem Wasser gelegen hatten, zeigen keine nennenswerten Unterschiede von den eben beschriebenen. Von Wichtigkeit ist vielleicht, daß die geschrumpften Kerne am häufigsten in der Mitte der Schnitte liegen, während die am Rande ziemlich normal gebaut sind.

Nach einer Behandlung der Kerne mit destilliertem Wasser bis zu 48 Stunden (im Tubus), zeigen sie auf den Schnitten außer starker Schrumpfung sehr unregelmäßige Gestalt. Um die meisten Kerne ist hier wieder ein von Zellplasma freier heller Hof. In einigen liegen die Körnchen in einer schwachgefärbten Grundsubstanz, in anderen, zuweilen dicht danebenliegenden, in einer sehr stark gefärbten. In manchen Kernen ist ein Wabenwerk sichtbar. Über die Zahl und Größe der Chromatinkörnchen gegenüber den der normal konservierten Kerne läßt sich hier schwer etwas bestimmen, da einmal die stark gefärbte Grundsubstanz und dann die Schrumpfung der Kerne hinderlich ist. Der Nucleolus ist in einigen Kernen kleiner als in den konservierten normalen.

Bei Kernen, die ungefähr 24 Stunden in destilliertem Wasser gelegen hatten, waren hinsichtlich der Brownschen Bewegung der Körnchen 3 Arten zu unterscheiden. Solche, in denen die Granula das ursprüngliche leise Schwanken am Ort, wie es die meisten frischen Kerne zeigen, beibehalten hatten. Bei einer 2. Art war die Bewegung bedentend lebhafter geworden, während bei einer 3. überhaupt keine zu sehen war. Es war demnach in den Kernen der letzteren Art die Grundsubstanz gelatiniert. Alle diese 3 Kerntypen kamen nebeneinander auf demselben Präparat vor.

b) Salzsäure von 38%.

Wenn konzentrierte Salzsäure unter dem Deckglas an die Kerne der Speicheldrüse herantritt, ziehen sich diese plötzlich stark zusammen, um gleich wieder zu quellen. Der Inhalt (Chromatinkörnchen und Nucleolen) verschwindet dabei vollständig. Infolge der Quellung ist nachher die Contur der Kerne stets regelmäßig kreisrund[1]).

---

[1]) Von Interesse ist vielleicht, daß sich die Sekrettröpfchen der Drüse bei Zusatz von konzentrierter Salzsäure bis auf einige wenige Bläschen lösen.

Beim Konservieren der Präparate, nachdem Salzsäure kurze Zeit (bis zu $^1/_2$ Stunde) eingewirkt hatte, tritt Ausfällung im Kern ein und die Kerne selbst schrumpfen. Die Chromatinkörnchen füllen dann den Kern zahlreicher als im Normalen, auch scheinen Größenunterschiede zwischen ihnen vorzuliegen, und die Nucleolen zeigen verändertes Aussehen. Meist ist nur noch ein Ring mit schwach lichtbrechendem Inhalt zu sehen. Nach Einwirkung von konzentrierter Salzsäure auf den lebenden Kern bis zu 1, 3 Stunden und länger tritt bei der Konservierung stets wieder Ausfällung ein, auch wenn die Salzsäure unter Deckglas kräftig durchgesaugt wurde. Vor den Konservierungen war, wie gleich nach Beginn der Beeinflussung, nichts vom Inhalt zu sehen. Die Chromatinkörnchen sind auch hier zahlreicher geworden, und in der Größe kommen Verschiedenheiten vor. Die Nucleolen treten stark verändert auf; in manchen Kernen ist wieder ein Ring (Schale) mit diffusem oder körneligem Inhalt zu sehen, der in anderen fehlen kann. Die Kerne selbst schrumpfen bei der Konservierung.

Auf gefärbten Schnitten, die von konserviertem Material, das $^1/_2$ Stunde in konzentrierter Salzsäure gelegen hatte, hergestellt worden waren, hatten die Chromogranula in den meisten Kernen die Größe der Chromatinkörnchen des normalen konservierten Kernes und waren auch, soweit sich dies feststellen ließ, der Zahl nach diesen gleich. In solchen Kernen scheint entweder nur Quellung (und Zurückgehen derselben durch die Konservierung) vorzuliegen, oder die gelöste Chromatinsubstanz konnte ihren Ort nicht verlassen (Fig. 7 Taf. XV). In anderen Kernen treten dagegen neben größeren Körnchen, mit dem Aussehen und der Größe von Chromatinkörnchen, noch zahlreiche kleinere auf, die das Innere dieser Kerne dichter erscheinen lassen. Man kann sie entweder als Ausfällungen aus dem Kernsaft ansehen, was sehr wahrscheinlich ist, oder es ist gelöste und durch die Konservierung wieder ausgefällte Chromogranularsubstanz. (Im allgemeinen Teil wird darauf zurückgekommen werden.) In manchen Kernen liegen die Körnchen in einem diffus gefärbten Kernplasma eingebettet, das in anderen fehlt.

Auf Schnitten, deren Material länger als $^1/_2$ Stunde (bis zu 9 Stunden) mit Salzsäure behandelt worden war, sind Größenunterschiede an den Körnchen wahrzunehmen, und die meisten Kerne zeigen dichte gleichmäßige Granulierung. Sehr wahrscheinlich hat also Lösung der Chromatinkörnchen durch die Salzsäure, beginnende Diffusion und Niederschlagung durch die Konservierungsflüssigkeit stattgefunden. In wenigen Kernen war ein Wabenwerk zu sehen, in dessen Wänden die veränderten Chromatinkörnchen eingebettet sind.

Die Nucleolen waren in allen Fällen noch vorhanden, aber stark verändert. Auf Schnitten, deren Material bis zu $^1/_2$ Stunde in konzentrierter Salzsäure gelegen hatte, war in den Kernen, von den Nucleolen, meist nur eine Schale mit wenig gefärbtem Innern zu sehen. (Fig. 8 Taf. XV.) Daneben fast ebenso oft nur noch ein kleiner Rest in Gestalt eines mehr oder weniger großen färbbaren Körnchens. Darum lag ein körnchenfreier Raum, der mitunter schwach aber einheitlich gefärbt, manchmal auch vollkommen ungefärbt sein konnte. In einigen Kernen gingen von diesem Restkorn des Nucleolus Fädchen aus, die den körnchenfreien Raum durchsetzten. Eine Schale war in diesem Falle nicht mehr sichtbar. Auf den Schnitten, deren Material länger als $^1/_2$ Stunde in konzentrierter Salzsäure gelegen hatte, waren die Nucleolen bis auf 1, bisweilen auch 2 Restkörnchen verschwunden, von welchen aus ebenfalls Fädchen den körnchenfreien, meist ungefärbten Raum, wie eben schon geschildert, durchzogen. Bei Behandlung der Kerne mit Salzsäure über 3 Stunden zeigte sich nach der Konservierung starke Schrumpfung. Der Nucleolus ist in einigen bis auf einen ganz geringen Rest gelöst, in anderen scheint er vollständig verschwunden zu sein.

Dazwischenschalten von destilliertem Wasser nach der Beeinflussung mit konzentrierter Salzsäure und vor der Konservierung läßt die Kerne nachher auf den Schnitten etwas weniger geschrumpft erscheinen und das Kerninnere ist weniger dunkel gefärbt. Im übrigen unterscheiden sie sich nicht von den oben beschriebenen Kernen.

c) Ammoniak 5 %.

Bei Zusatz von 5%igem Ammoniak zu den Speicheldrüsenkernen tritt momentane Zusammenziehung und darauf folgend langsame schwache Quellung auf. Die Contur der Kerne war danach sehr wenig lichtbrechend und eben noch sichtbar. Die Chromatinkörnchen verschwinden sofort vollständig für das Auge. Dagegen bleibt von den Nucleolen ein kleiner schwach, zuweilen auch stärker lichtbrechender Rest übrig. Bei 2 Versuchen konnte beobachtet werden, daß sich die vorhandene Vacuole des Nucleolus nach Ammoniakzusatz vergrößerte und die eigentliche Nucleolarsubstanz auf einen schmalen Ring zusammendrängte. In den meisten Fällen hatte der Rest der Nucleolen die Gestalt eines kleinen, unregelmäßigen, geschrumpften Brockens, der in manchen Kernen nach 6 Stunden, in anderen nach 20—24 Stunden noch vorhanden war, während die ringförmigen Reste schon nach 3 Stunden nicht mehr gesehen werden konnten.

Nach 6 Stunden war in manchen Kernen Schrumpfung und feinkörnelige Ausfällung im Innern eingetreten.

Nach 18—24 Stunden fanden sich Kerne von zweierlei Art. Erstens solche mit glatter Oberfläche; meist kleiner als die normalen Kerne. In ihnen war entweder ein Rest des Nucleolus (wie oben beschrieben) oder einige wenige Körnchen, die Brownsche Bewegung zeigten, oder überhaupt kein Inhalt wahrzunehmen. Zweitens Kerne mit geschrumpfter faltiger Oberfläche und feinkörneliger Ausfällung. In den meisten dieser war auch noch ein Rest des Nucleolus vorhanden. An einigen Kernen der ersten Art waren nach 3stündiger Beeinflussung Blasen zu sehen (s. oben S. 295).

Bei der Konservierung der Präparate unter Deckglas, nachdem 5%iger Ammoniak $^1/_2$, 1 und 2 Stunden eingewirkt hatte, trat Ausfällung in den Kernen ein. Die Chromatinkörnchen zeigten keine Änderung, dagegen waren die Nucleolen entweder stark zusammengeschrumpft oder sie bestanden aus einem Brocken, der, wie es bei Salzsäure beschrieben wurde, in einem körnchenfreien Raum lag. Nach 3stündiger Beeinflussung war oft nur noch ein heller Fleck zwischen den Chromogranula zu sehen.

Bei einer Konservierung nach 18—24 Stunden schrumpfen die Kerne stark; die Chromatinkörnchen erscheinen wieder, und sind infolge der Schrumpfung dichter und regelmäßiger gelagert, eine Änderung ist an ihnen nicht wahrzunehmen. Die Nucleolen sind, wie es schon nach 2-stündiger Einwirkung der Fall war, stark verändert und in manchen Kernen nicht mehr festzustellen. In vielen Kernen ist ein wabiger Bau der Grundsubstanz zu erkennen.

In den Kernen der Kontrollschnitte, von Material, das bis zu einer Stunde beeinflußt worden war, ist an den Chromatinkörnchen keine Änderung wahrzunehmen. Dagegen zeigen die Nucleolen bereits verändertes Aussehen. In vielen Fällen bestehen sie aus einer Schale mit einheitlich gefärbtem Innern, das aus äußerst feinem Gerinnsel (Körnchen) besteht, zuweilen ist auch noch ein Restkorn vorhanden, oder der Innenraum ist hell und ohne Inhalt. Sie haben also schon nach $^1/_2$ Stunde begonnen, sich von innen heraus zu lösen. Die Kerne selbst sind geschrumpft und der Kernsaft ist mehr oder weniger mitgefärbt.

In Schnitten, deren Material ebenso behandelt, aber mit 96%igem Alkohol konserviert worden war (das der anderen mit Zenker) zeigten die Kerne etwas anderes Aussehen. Die Chromatinkörnchen liegen, wie auf Fig. 11 Taf. XV zu sehen ist, den Wänden eines Wabenwerks an, das also aus der Grundsubstanz durch die Wirkung des anderen Coagulationsmittels entstanden ist. Die Räume innerhalb der Waben sind in vielen dieser Kerne ohne Inhalt und zeigen auch keine diffus gefärbte Grundmasse. Die Nucleolen unterscheiden sich nicht von denen der oben

beschriebenen Schnitte, sind aber meist, der Waben wegen, nicht mehr festzustellen.

Bei längerer Beeinflussung (bis zu 3 Stunden) muß sich die Kernoberfläche erweicht haben, da die Contur der meisten Kerne unregelmäßig und zerrissen ist. Die Chromatinkörnchen sind noch unverändert vorhanden (sie konnten auch durch starkes Auswaschen in strömender Flüssigkeit, vor dem Konservieren nicht aus dem Kern entfernt werden). Selbst nach einer Beeinflussung der Kerne bis zu 48 Stunden hatten sich keine Körnchen herausgelöst, obgleich die Kernmembran des konservierten Bildes vollständig verschwunden ist und die Kerne, gewiß beim Herandrängen der Konservierungsflüssigkeit, auf einen weiten Raum auseinander gezogen, mitunter auch in zwei und mehr Teile zerflossen sind. In Fig. 12, Taf. XV ist ein derartiger in 2 Teile zerflossener Kern dargestellt (Textfigur 4). Die Körnchen sind noch vorhanden und der Zahl nach anscheinend gleich der in normal konservierten Kernen, der Größe nach wenig kleiner. Darum und dazwischen ist wieder eine einheitlich schwachgefärbte Masse zu sehen, manchmal in Waben angeordnet, die eine zähe Konsistenz gehabt haben muß, da (selbst nach 48 Stunden) keine Mischung mit dem Plasma erfolgt ist.

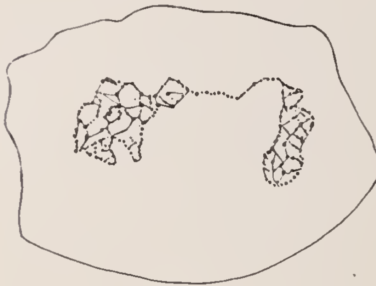


Fig. 4.
Zellumriß und Kern, nach 48 Stunden in NH_3 von 5% konserviert und gefärbt.

Die Nucleolen sind nach 3 Stunden in den meisten Kernen weggelöst und nur der Raum, in dem sie lagen, ist vollständig oder zum Teil abgegrenzt festzustellen. Nach 24- und 48stündiger Beeinflussung ist von den Nucleolen keine Spur mehr vorhanden. Möglich ist, daß die leere Stelle, an der sie gelegen hatten, noch immer als solche erhalten ist, was aber jetzt der Waben wegen nicht festgestellt werden kann.

d) Natriumcarbonat 10%.

Wenn 10%ige Sodalösung an die Kerne herantritt, schrumpfen sie momentan, um sofort wieder stark zu quellen. Die Contur der Kerne ist nach der Quellung eben noch sichtbar; bei Zusatz von destilliertem Wasser tritt sie wieder deutlicher hervor. Bei zwei Kernen, deren Durchmesser 16 und 17 μ waren, vergrößerte sich der des ersten durch die Quellung um ungefähr 24 μ, der des zweiten um 20 μ. Die Chromatinkörnchen verschwinden sofort nach Zusatz vollständig. Nach 6 Stunden

traten in wenigen Fällen wieder ein paar kleine schwach lichtbrechende Granula auf, die sich in Brownscher Bewegung befanden. Ebenso wie die Körnchen verschwinden auch die Nucleolen sofort vollkommen, in den Kernen ist dann kein Inhalt mehr wahrzunehmen. Nach 24stündiger Beeinflussung der Kerne war in manchen ein schwach lichtbrechendes Wabenwerk sichtbar geworden, dessen Wänden Körnchen anhingen, während die Zwischenräume körnchenfrei waren.

Beim Konservieren der $^1/_2$, 1, 3 und 6 Stunden beeinflußten Präparate, unter Deckglas, trat starke Schrumpfung der Kerne ein und in allen Fällen erschien ein deutliches Wabenwerk. Die Chromatinkörnchen lagen den Wabenwänden an und zeigten nach Beeinflussung bis zu 3 Stunden keine Änderung. Nach 6stündiger Behandlung waren sie teilweise kleiner als im normalen Kern. Von den Nucleolen wurden anfangs Reste ausgefällt, bei der Konservierung nach 6 Stunden konnten solche nicht mehr mit Sicherheit festgestellt werden. Die meisten Kerne zeigten nach 6 Stunden zerflossenes Aussehen, die Kernmembran mußte demnach weggelöst sein. Bei einer Konservierung nach 24stündiger Beeinflussung traten dieselben Bilder wie nach 6 Stunden auf.

In Schnittpräparaten von Drüsenstückchen, die mit Natriumcarbonat behandelt worden waren, fanden sich schon nach $^1/_2$ Stunde Kerne, die aus größeren und kleineren »Waben« bestanden. Die Wabenwände werden aus Fädchen gebildet, an denen vereinzelte kleine veränderte Chromatinkörnchen sitzen. Die Kerne im Innern der Schnitte sind stark geschrumpft, während die am Rande liegenden große Waben aufweisen, keine Membran mehr besitzen und meist stark auseinander gezogen sind. Die Nucleolen sind in den Kernen der ersten Art (im Innern der Schnitte) oft noch zu sehen und bestehen aus einer Schale mit geringem Rest darin. In den Kernen am Rande sind sie wohl ebenso noch vorhanden, aber von den Waben nicht mehr zu unterscheiden. Im Inneren der Waben ist eine diffuse schwach gefärbte homogene Masse sichtbar.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen die Kerne der bis zu einer Stunde behandelten Schnitte. Fig. 13 Taf. XV zeigt einen derartigen Kern. Neben zahlreichen größeren und kleineren Waben sind in den Wabenwänden veränderte kleinere Chromatinkörnchen sichtbar. Reste des Nucleolus lassen sich nicht mehr feststellen. Das Wabeninnere ist von einer homogenen schwach gefärbten Masse erfüllt.

Nach 3 Stunden sind die Kerne der Schnitte weit auseinander gezogen mit großen, manchmal sehr großen Waben im Innern. Einige Körnchen sind noch vorhanden, die aber viel kleiner erscheinen als die Chromatinkörnchen des normalen Kernes. Vom Nucleolus ist nichts mehr zu finden

aus dem oben angegebenen Grunde. Die Kernmembran ist gelöst, aber der Kern zeigt immer noch einen deutlichen Zusammenhang.

Bei dem bis zu 24 und 48 Stunden im Tubus behandelten Material sind die Kernbilder nur insofern von den eben geschilderten verschieden, als sie zum Teil nicht mehr so stark auseinandergezogen sind und keine so großen Waben aufweisen. Einige kleine Körnchen sind noch vorhanden, und innerhalb der Waben ist eine diffuse Masse sichtbar. Das Vorhandensein der Nucleolen kann nicht mehr festgestellt werden, doch hat es den Anschein, als ob hier und da noch eine Schale vorkäme.

e) Kochsalzlösung 10%.

Bei Behandlung der Speicheldrüsenkerne mit 10%iger Kochsalzlösung verändern sich sowohl die Körnchen als auch die Nucleolen. Im Augenblick des Eindringens der Lösung wird auch hier die Oberfläche der Kerne etwas runzelig, glättet sich aber sofort wieder. Eine Quellung der Kerne tritt offenbar kaum oder gar nicht ein, jedenfalls war eine solche nicht meßbar. Während ein Teil der Chromatinkörnchen quillt und verschwindet, sind einige wenige nach Stunden noch deutlich sichtbar. In den meisten Kernen sind nach der Beeinflussung Bildungen zu sehen, die das Aussehen von Falten haben. Die Nucleolen waren in einigen Kernen ganz verschwunden, in anderen dagegen noch ziemlich deutlich wahrzunehmen, doch war ihr Aussehen von dem der Nucleolen des lebenden normalen Kernes verschieden. Bisweilen war er größer, demnach zum Teil oder ganz gequollen, oder es war noch ein kleiner wohl unquellbarer Rest vorhanden, um den nichts zu sehen war.

Beim Konservieren der Kerne, nachdem Kochsalzlösung über $1/2$ Stunde und länger eingewirkt hatte, trat im Vergleich zu den normal konservierten Kernen beträchtliche Schrumpfung auf (Textfig. 5). Die Chromatinkörnchen erschienen wieder, infolge der starken Schrumpfung der Kerne dicht nebeneinander liegend und anscheinend ebenfalls geschrumpft. Der Nucleolus war, wie schon vor der Ausfällung zu sehen war, stark verändert. In den meisten Fällen trat nur noch ein schwachlichtbrechender kleiner Brocken auf, ähnlich wie bei den mit konzentrierter Salzsäure und Natriumcarbonat behandelten Kernen. In Fig. 8a Taf. XV ist ein Kern nach 24stündiger Behandlung mit Kochsalzlösung dargestellt. Es sind noch Körnchen und kleine Schollen und außerdem ein Rest des Nucleolus sichtbar. Fig. 8b zeigt denselben Kern nach Konservierung mit 3%iger

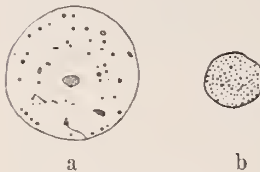


Fig. 5.
Speicheldrüsenkern, a nach 24 St. in NaCl von 10%, b derselbe konserviert in Essigsäure bei gleicher Vergrößerung.

Essigsäure. (Der veränderte Nucleolus liegt hier nicht in der Zeichenebene.) Bei Konservierung der lebenden normalen Kerne mit 3%iger Essigsäure tritt kaum Schrumpfung auf. Die Chromatinkörnchen erscheinen hierbei nach der Konservierung rinnselig mit starkem Glanz, während die Lichtbrechung des Nucleolus schwächer wird, da er etwas quillt.

Auf den Kontrollschnitten sind nach einer Beeinflussung mit Kochsalzlösung bis zu 3 Stunden die Kernbilder nicht sehr von den eben beschriebenen verschieden. Die große Mehrzahl der Kerne ist stark geschrumpft, um so mehr, je länger sie in der Kochsalzlösung gelegen hatten. Doch sind auch einige Kerne vorhanden, die selbst nach langer Beeinflussung nur wenig Schrumpfung zeigen. In starkgeschrumpften Kernen ist das Innere meist auf einen Klumpen zusammengedrängt, um den ein körnchenfreier ungefärbter Raum liegt, der nach außen hin von einer Membran begrenzt ist. In weniger geschrumpften Kernen sind deutlich Chromatinkörnchen zu sehen, die in einer schwachgefärbten Grundsubstanz eingebettet liegen. An ihnen ist keine Änderung wahrzunehmen. Die Nucleolen dagegen sind stark angegriffen und erscheinen, wie oben schon erwähnt, als unregelmäßige kleine Brocken, die sich nur schwach färben und in einem ungefärbten Raume liegen. Den Raum durchkreuzen zuweilen feine Fädchen vom Nucleolus ausgehend oder es liegt neben dem Nucleolus ein feiner rinnseliger, schwach gefärbter eben noch sichtbarer Niederschlag. In Fig. 9 Taf. XV ist ein derartiger Kern eines Drüsenstückchens dargestellt, das 3 Stunden mit Kochsalzlösung beeinflußt worden war. Der Nucleolus, ein schwach gefärbter Brocken, liegt in einem hellen ungefärbten Raume, der von einigen Fädchen durchsetzt wird. Die Grundsubstanz ist stark gefärbt und in Alveolen oder Waben angeordnet, die bedeutende Größe annehmen können, wie rechts unten zu sehen ist.

Bei Kernen, die bis zu 24 Stunden und länger mit 10%iger Kochsalzlösung behandelt und dann konserviert worden waren, sind in manchen die Verhältnisse den eben beschriebenen ähnlich. In den meisten anderen dagegen sieht man zahlreiche kleinere Waben den Kern regelmäßig erfüllen. Die Chromatinkörnchen sind kleiner als die des normal konservierten Kernes und liegen in den Wabenwänden, von denen sie häufig kaum zu unterscheiden sind. (Im allgemeinen Teil wird auf die Erscheinung der Wabenentstehung näher eingegangen werden.) Der Nucleolus besteht in diesen Kernen, sofern er, der Waben wegen, noch festzustellen ist, aus einem kleinen Brocken, wie er oben schon beschrieben wurde, oder man sieht nur einen begrenzten Raum, in dem meistens etwas feines Gerinnsel liegt.

Zum Schluß seien hier noch einige Beobachtungen über die Brownsche Bewegung der Körnchen nach Elektrolytzusatz angeführt. Anscheinend im Gegensatz zu älteren Angaben für anorganische Dispersionen, daß kleine Mengen von Elektrolyten die Brownsche Bewegung stark reduzieren oder gar aufheben, wurde hier, bei Versuchen mit 1,5%iger Kochsalzlösung, eine Beschleunigung der Bewegung gefunden. In den meisten Kernen, die längere Zeit (12—24 Stunden) mit 1,5%iger Kochsalzlösung behandelt worden waren (die Präparate wurden bald nach Zusatz umrandet), war die ursprüngliche schwache Bewegung der Chromatinkörnchen viel lebhafter geworden. Neben dem Schwanken am Ort zeigten manche gleichzeitig noch fortschreitende Bewegung. Das erstere war zuweilen so kräftig geworden, daß sich Körnchen, die an Fädchen anhingen, noch bewegten, und dadurch die Fädchen in Schwingung versetzten. So schwankten z. B. in dem Kerne der Fig. 10 Taf. XV die 3 perlschnurartigen vom Nucleolus zur Membran verlaufenden Körnchenreihen gleichmäßig hin und her und durch diese Schwingungen wurde auch der Nucleolus in Bewegung gesetzt.

Neuerdings ist zwar auch von Lecoq, bei einer kolloiden Lösung von metallischem Arsen, eine deutliche Zunahme der Eigenbewegung nach Zusatz von Elektrolyten gefunden worden. In unserem Fall aber wird die Wirkung wohl indirekt nur durch Änderung der Viscosität in der kolloiden Grundsubstanz zustande kommen.

B. Corethralarve.

1) Untersuchung der lebenden und konservierten Kerne der Malpighischen Gefäße.

Wenn wir die Kerne der Malpighischen Gefäße im lebenden Tiere untersuchen, was der Dicke der Larven wegen nur mit schwächerer Vergrößerung möglich ist, so sehen wir sie als ovale oder runde Bläschen, mit einem, zuweilen auch mehreren stärker lichtbrechenden, regelmäßig und unregelmäßig gestalteten größeren Körperchen im Innern. Bei günstiger Lage der Kerne und bei besonders hochgradiger Durchsichtigkeit der Körperwand ist neben diesen Körperchen auch noch anderer geformter Inhalt sicher wahrzunehmen. Untersucht man die Gefäße außerhalb des Körpers, in Blutflüssigkeit oder Ringerschem Gemisch, so findet man bei Anwendung starker Vergrößerungen in den Kernen neben den eben erwähnten größeren Körperchen eine Anzahl kleinere, die eine gewisse Anordnung erkennen lassen, welche sich als eine Zusammenlagerung zu einer Schleife herausstellt. Dieselbe Lagerung der kleinen Körperchen tritt uns auch in den Speicheldrüsenkernen entgegen, die etwas größer

und besser durch die Körperwand hindurch sichtbar sind als die Kerne der Malpighischen Gefäße. Wir haben es mit einem Kernfaden zu tun, der unter günstigen Bedingungen schon im lebenden Tiere gesehen werden kann, nicht allzuschwer in den Kernen der Speicheldrüse, schwerer in denjenigen der Malpighischen Gefäße.

Sehen wir nun die Bilder der konservierten und gefärbten Kerne an (Fig. 14—18 Taf. XV, Textfig. 6) — jeder einzelne stammt aus einem anderen Gefäße —, so tritt uns auch hier deutlich ein Kernfaden entgegen, der, wie bei Chironomus, zweierlei jeweilen alternierend stehende Abschnitte erkennen läßt. Davon nehmen die einen chromatische, die anderen »achromatische« Färbung an. Bei Färbung mit Safranin und Häm. Del. wurde der Nucleolus rot, die chromatischen Teile der Schleife blau und alles Übrige schwach rötlichblau. Die im Leben schon mit schwacher Vergrößerung deutlich sichtbaren größeren Brocken erweisen sich beim Vergleich als die Nucleolen. In den gezeichneten Kernen ist immer nur einer vorhanden, der durch die Konservierungsflüssigkeit etwas geschrumpft ist. Das verschiedene Aussehen der einzelnen Schleifen, besonders in den Kernen der Fig. 16 u. 17 Taf. XV ist, da beide Kerne mit Zenker konserviert, aber wie erwähnt, nicht aus demselben Gefäß stammen, offenbar auf eine wechselnde Beschaffenheit des lebenden Kernfadens je nach dem physiologischen Zustand zurückzuführen.

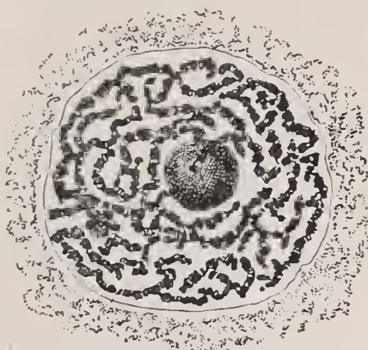


Fig. 6.
Kern aus dem Malpighischen Gefäß der Corethralarve, konserviert und gefärbt.

2) Lösungsversuche[1].

In destilliertem Wasser quellen die Kerne und der Inhalt verschwindet fast oder ganz für das Auge. Es quillt also auch der Kernfaden und die Nucleolen. Bei der Konservierung nach kürzerer Beeinflussung tritt feinkörnelige Ausfällung ein, mit größeren Körnern dazwischen, und der Nucleolus erscheint kleiner wieder, wobei es unentscheidbar ist ob dies die Folge von Schrumpfung oder Substanzverlust. Die Körner färben sich mit Kernfarbstoffen chromatisch.

[1]) Die Beeinflussung dieser Kerne mit den verschiedenen Reagentien vollständig, wie bei den übrigen Kernen durchzuführen, war mir wegen Zeitmangel nicht mehr möglich. Es wurden nur einige wenige Versuche mit destilliertem Wasser, konz. Salzsäure, 10%iger Kochsalzlösung und 3%iger Essigsäure angestellt.

Bei den Versuchen mit 10%iger Kochsalzlösung quillt der Nucleolus und der Kernfaden, doch bleiben noch Körner sichtbar, und in manchen Kernen sind Faltungen oder Wände eines Wabenwerkes zu sehen. Konservierung bewirkt hier ziemlich starke Schrumpfung der Kerne, ähnlich wie sie in den NaCl-Versuchen bei *Limnaea* nach Zusatz von 3%iger Essigsäure eingetreten war. Im Kerninnern tritt auch hier feinkörnelige Ausfällung ein mit größeren Körnern dazwischen, wie es die Fig. 19 u. 20 Taf. XV zeigen. Der Nucleolus des Kernes der Fig. 19 Taf. XV ist geschrumpft, sonst aber nicht verändert. Fig. 20 Taf. XV zeigt eine starke Schrumpfung der Oberflächenschicht des Kernes und im Innern strangartige Gebilde, die entweder Verdichtungen in der Grundsubstanz, oder, was hier wahrscheinlicher ist, Reste des Kernfadens sein können.

Nach Zusatz von konzentrierter Salzsäure treten die Kerne der Gefäße deutlicher hervor. Ihr Inhalt quillt darauf und verschwindet allmählich vollständig. Dabei quillt auch der ganze Kern etwas, schrumpft aber bald nach dem Verschwinden des Inhaltes wieder. Beim Konservieren der bis zu 1/2 Stunde beeinflußten Kerne tritt ein feinkörneliger Niederschlag mit größeren chromatisch färbbaren Körnchen dazwischen auf und in einigen Kernen ein Rest des Nucleolus, der in anderen verschwunden war (Fig. 21 Taf. XV). Nach 1/4- bis 1/2stündiger Beeinflussung der Kerne mit Salzsäure erfolgte meist ein Heraustreten des ganzen Gefäßinhaltes mit den Zellen und Kernen in den Darm, was ein weiteres Beobachten der Kerne zwecklos machte.

3%ige Essigsäure läßt die Kerne der Malpighischen Gefäße quellen und ebenso die Nucleolen, während der im Normalen schwach sichtbare Kernfaden rinnselig und stark lichtbrechend wird. Eine weitere Veränderung tritt nicht ein.

C. Triton- (Tr. vulgaris) und Salamanderlarve (S. maculosa).

1) Untersuchung der lebenden und konservierten Epithelkerne der Schwanzflosse und Kiemen.

Wie bekannt, hat sich schon Flemming in den siebziger Jahren eingehend mit dem Studium der Epithelkerne sowohl der Salamanderlarven als auch der von erwachsenen Tieren beschäftigt. Er entwirft von diesen Kernen auf Grund kritischer Vergleiche zwischen Lebendbeobachtungen und mit Alkohol, Essig-, Pikrin-, Chrom- und Osmiumsäure konservierter und mit Carmin, Safranin, Haematoxylin u. a. gefärbter Kerne kurz folgendes Bild: die Kernoberfläche ist vielfach eingebuchtet und faltig, bei manchen verlaufen die Buchten bis tief in die Kernmitte. Erst beim Absterben nehmen die Kerne mehr gleichmäßig runde Formen an, und

ebenso wirken auf sie die meisten Reagentien, vor allem hat Osmiumsäure das Bestreben, die Oberfläche abzurunden. Im Innern günstig gelegener Epithelkerne sind im Leben in einer homogen aussehenden blassen Masse Teile eines Netzwerkes mit Verdickungen, die er Netzknoten nennt, und in diesen hier und da abgegrenzte Nucleolen deutlich sichtbar. Die Netzknoten erklärt er auf Grund seiner konservierten und gefärbten Präparate für Teile der chromatischen Substanz der Kerne, die, in Form eines Gerüstwerks angeordnet, von ihm bis in feinste Ausläufer verfolgt werden konnte; die in seinen Bildern außerdem dargestellten chromatischen Punkte hält er für optische Querschnitte des Kerngerüstes.

Erst in neuerer Zeit wurde diese Darstellung Flemmings und damit im Grunde seine Anschauung über den Zellkern von einigen Autoren angegriffen. Besonders ist hier, wie oben schon erwähnt, Tellyesnicky zu nennen, der die Flemmingschen Bilder von konservierten und gefärbten Kernen auf die Wirkung der angewandten Konservierungsflüssigkeiten zurückführt, und den wirklich lebenden Kern, abgesehen von einigen freien Körnern, für homogen erklärt.

Sehen wir uns nun zuerst die Schwanzflosse der lebenden Tritonlarve auf die im methodischen Teile näher beschriebene Art und Weise an, so finden wir nur sehr wenig Epithelkerne, die deutlich genug sichtbar sind, um ein genaues Studium zuzulassen. Der Hauptgrund dafür ist einmal in ihrer geringen Lichtbrechungsdifferenz von der Umgebung zu suchen — viele treten überhaupt erst beim Absterben der Zellen hervor; und dann stören vielfach die Pigmentzellen. Was an den Kernen, die sofort deutlich sichtbar sind, am ersten auffällt, ist ihre gefaltete und eingebuchtete Oberfläche, wie dies auch Flemming beschrieben hat. Neben stumpfwinkligen Einbuchtungen (Fig. 22b u. 22d Taf. XV) finden sich tiefe Furchen, die über den ganzen Kern hinziehen. Derartige Furchen sind in den Fig. 22 a u. 22 c an zwei Kernen der Schwanzflosse (ganz und zum Teil von der Seite) und in Fig. 22 e an einem Kern der Kieme (von oben gesehen) zu beobachten. Diese Oberflächengestaltungen sind auch schon mit schwächerer Vergrößerung wahrzunehmen. Mit denselben Linsen sieht man im Innern der Kerne stets einige mehr oder weniger unregelmäßig gestaltete, größere und kleinere Brocken, die Netzknoten Flemmings. Mit der Immersion finden sich im lebenden Kern zwischen manchen der letzteren feine schwach lichtbrechende Verbindungen (Fig. 22 a u. 22 d), es wären dies nach Flemming die stärkeren Teile eines Kernnetzes. Auch einige von Flemming für optische Durchschnitte des Kerngerüstes erklärte Gebilde treten deutlich hervor; befinden sich aber in schwacher Brownscher Bewegung. Dies dürfte zu

ihrer Charakterisierung als freie Körner schon genügen, obwohl im lebenden Kern die feinen Teile eines Gerüstwerkes wegen ihrer geringen »Lichtbrechungsdifferenz« nicht gesehen werden können und demnach aus den Lebenduntersuchungen allein deren Nichtexistenz nicht bewiesen werden kann. In manchen Kernen sind im Leben auch die Nucleolen, relativ kleine, mehr oder weniger runde Gebilde sichtbar. Häufig liegen sie in den Netzknoten, rings von ihrer Substanz umgeben und schwächer lichtbrechend als diese (Fig. 22 e). Beim Absterben der Kerne werden sie in fast allen deutlich und sind dann vielfach stark vacuolisiert.

Dieselben Verhältnisse, wie sie soeben von den lebenden Epithelkernen der Schwanzflosse beschrieben wurden, finden sich auch in denen der Kiemenblättchen, wie aus den Fig. 22 e u. 22 f hervorgeht.

In manchen Epithelkernen der Schwanzflosse des durchaus intakten Tieres fand sich nun außer den eben geschilderten Strukturteilen noch eine feine regelmäßige Körnelung, wie dies die Fig. 22 a, b u. d zeigen. In Fig. 22 b u. d sind ungefähr die Mittelebenen der Kerne dargestellt, während in Fig. 22 a auch die darüber und darunter liegenden Ebenen in die Zeichnung eingetragen wurden. Diese kleinen Körnchen befinden sich im Leben in Brownscher Bewegung, einem leisen Zittern und Schwanken am Ort. Nicht in allen Epithelkernen der Schwanzflosse waren sie sichtbar (Textfig. 7 b u. c); in den Kernen der Kiemen habe ich sie nicht finden können, eine Differenz, die sich aus den konservierten Bildern erklärt (s. u. Fig. 23 f und 23 g), vielleicht aber doch auch damit zusammenhängt, daß die Kiemenblättchen zur Untersuchung abgeschnitten werden mußten.

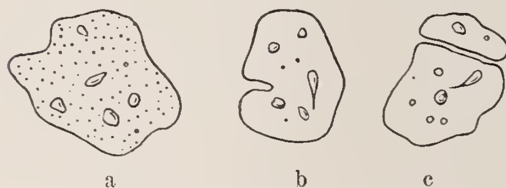


Fig. 7.
Epidermkerne von Triton, a vom Schwanz, b und c von der Kieme. Lebend, Mittelebene gezeichnet.

Halten wir nun diesen Kernbildern die nach verschieden konservierten und gefärbten Präparaten hergestellten Bilder, wie sie in den Fig. 23 a—g Taf. XV dargestellt sind, gegenüber, so finden wir im großen und ganzen ziemlich Übereinstimmung. Die Kernoberfläche ist unregelmäßig, doch nicht bei allen ganz so stark gebuchtet und gefaltet wie im Leben, es zeigt sich also hier, wie auch Flemming schon angegeben hat, die Tendenz der Konservierungsflüssigkeiten, die Kerne abzurunden. Im Innern finden wir die wenigen Körner (daß es tatsächlich solche sind, läßt sich an Totalpräparaten durch die Mikrometerschraube feststellen) und unregelmäßig

gestaltete mehr oder weniger große Brocken (Netzknoten) wieder, die zum Teil miteinander in Verbindung stehen. An einigen der Brocken fällt es auf, daß sie aus zwei färberisch verschiedenen Substanzen bestehen, einer weniger chromatischen, in den Figuren heller dargestellten, und einer stärker chromatischen, dunkler gezeichneten, die in ihrer Färbung mit der der Körner übereinstimmt. Es tritt dies besonders deutlich in den Fig. 23c, d u. f Taf. XV zutage, und es handelt sich nicht etwa um optische Durchschnitte senkrecht zur Bildebene verlaufender Fäden, vielmehr sind es auch hier Körner, die in den Netzknoten eingebettet liegen, wie ebenfalls an Totalpräparaten durch die Mikrometerschraube festzustellen ist. In den Kernen der Fig. 23a, b, e und f sind die Nucleolen, kleine schwach gefärbte runde Gebilde zu sehen; in Fig. 23a ist einer der beiden rings von chromatischer Substanz umgeben. Die Netzknoten, Nucleolen und Körner liegen in allen konservierten Kernen in einer regelmäßigen Körnelung eingebettet, die aber in den einen feiner, in anderen gröber beschaffen ist. (Fig. 23a—g.) Feiner sind die Körnchen in allen Epithelkernen der Kiemen, wie aus den Fig. 23f und g (Textfigur 8b) hervorgeht, womit wohl ihre Unsichtbarkeit im Leben zusammenhängt. Diese Körnchen färben sich mit den üblichen Kernfarbstoffen nicht, und sind auch hinsichtlich der Größenstufe identisch mit den in konservierten Kernen als achromatisch beschriebenen cyanophilen Körnern ALTMANNS bzw. den Oxychromiolen HEIDENHAINS. Diese Oxychromiolen sind also vital präformiert, wie oben gezeigt wurde, was bisher ganz unbekannt war.



Fig. 8.
Epidermiskerne von Triton, kons.
a von der Schwanzflosse, b von der Kieme.

Noch nicht näher eingegangen wurde bis jetzt auf den in der Fig. 23h dargestellten Epithelkern, da er ein von den übrigen Kernbildern vollkommen abweichendes Aussehen zeigt. Die Figur ist von einem, mit VOM RATHschen Gemisch konservierten Präparat der Schwanzflosse. Während in allen übrigen mit ZENKER oder FLEMMING konservierten Kernen (Fig. 23a—g) von dem FLEMMINGschen Kernnetz (s. seine Fig. 29a und 81 in »Zellsubstanz, Kern und Zellteilung«) durchaus nichts zu sehen ist, tritt uns hier ein deutliches Gerüstwerk entgegen, mit drei großen ebenfalls aus zwei färberisch verschiedenen Substanzen bestehenden Netzknoten. Während also von den benutzten 5 Konser-

vierungsflüssigkeiten (Zenk., Herrmannsche, Carnoysche Flüssigkeit, Flemmingsches und vom Rathsches Gemisch), 4 im großen und ganzen ähnliches zeigen (obgleich nicht alle Chromsäure enthalten, s. Flemming 10), weicht einer in den gelieferten Bildern erheblich ab. Man kann daraus wohl schließen, daß das Strukturbild durch diese eine Konservierungsflüssigkeit (in der gewählten Anwendungsart) besonders stark geändert wurde, und daß die Kerne der anderen Figuren den wirklichen Kernverhältnissen näher kommen.

Bei den Untersuchungen am lebenden Tier wurde, wie dies schon im methodischen Teile erwähnt ist, besonderer Wert darauf gelegt, daß der Blutumlauf in den Gefäßen nicht stockte oder aufhörte. Es ist dies notwendig, da sich bei einer Unterbrechung des Blutumlaufes, z. B. durch leichten Druck auf das Deckglas, sehr bald beträchtliche Umänderungen in den Kernen vollziehen. Zunächst treten alle Kerne an der beteffenden Stelle deutlich und scharf hervor, und im Innern erscheinen fast augenblicklich größere und kleinere Klumpen oder Brocken, die in der Lichtbrechung von den Netzknoten nicht zu unterscheiden sind. Häufig treten auch zu Beginn dieser Erscheinungen Bilder auf, wie eins in der Fig. 24a Taf. XV dargestellt ist. Infolge der Schnelligkeit des Entstehens der Brocken war es nicht möglich festzustellen, was aus den Netzknoten, Körnern, Nucleolen und Oxychromiolen wurde. Wahrscheinlich werden die ersteren von der neuauftretenden Substanz umlagert, da die Oberfläche fast aller Klumpen ziemlich abgerundet ist, und eine so momentane Lösung der Netzknoten, Nucleolen und Körner nicht gut angenommen werden kann. In Kernen mit vorher deutlich sichtbaren Oxychromiolen waren diese nach dem Auftreten der Brocken verschwunden. Die Fig. 24 b — d zeigen noch andere durch Blutstillstand hervorgerufene Kernbilder. Die feinen Körnchen der Fig. 24a—d befanden sich in lebhafter Brownscher Bewegung. Trotzdem bei einem Versuche das Blut nach kurzer Unterbrechung wieder lebhaft floß, behielten die Kerne während der folgenden 5 Minuten, in denen sie noch beobachtet werden konnten, ihr verändertes Aussehen bei. Das Tier mußte dann zur Erholung in frisches Wasser gebracht werden. Nach 15—20 Minuten wurden die betreffende Stelle wieder angesehen, doch war wegen der Schwierigkeit, dieselben Kerne wiederzufinden, nicht zu entscheiden, ob diese normal geworden waren.

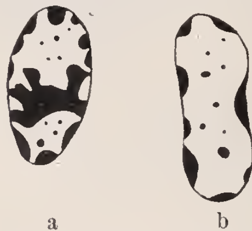


Fig. 9.
Epidermiskerne von Triton mit pseudochromatischen Bildungen, a späteres, b früheres Stadium.

Es konnte nur festgestellt werden, daß die Kerne an der Stelle noch sehr deutlich sichtbar waren. Dieselben und ähnliche Bilder traten auch in den Kernen der abgeschnittenen Schwanzflosse und der Kiemen auf, nachdem ungefähr eine halbe Stunde seit dem Abtrennen vom Körper verflossen war; ein Druck war dabei vermieden worden.

Ganz ähnliche Erscheinungen hat auch Flemming bei seinen Untersuchungen der Kerne des Bindegewebes der Salamanderlarve und in den Kernen der Salamanderblase gefunden und als Absterbeerscheinungen beschrieben.

Versuche von Albrecht, bei denen »Kernchromatin« während der Entstehung von Myelinfiguren im Plasma verschwand, legten den Gedanken nahe, hier vielleicht eine Vorbereitung zur Myelinbildung gefunden zu haben. Doch traten bei langer Beobachtung keine Myelinfiguren im Plasma auf; auch lösten sich die Brocken selbst in Äther nicht.

2) Lösungsversuche.

a) Wirkungen des destillierten Wassers.

Bei Zusatz von destilliertem Wasser zu den unter dem Deckglas befindlichen Schwanz- und Kiemenstückchen der Larven, treten die im Normalen schwer sichtbaren Epithelkerne deutlicher hervor und quellen allmählich ganz beträchtlich, was mit der Zeit noch zunehmen kann. Die Netzknoten und Chromatinkörner bleiben einige Minuten unverändert sichtbar, quellen dann ebenfalls und verschwinden langsam, doch sind in manchen Kernen nachher noch wenige (2—6, zuweilen mehr) stark lichtbrechende Körnchen vorhanden (s. Fig. 25a Taf. XV), die bei mehreren Versuchen nach 24 Stunden noch zu sehen waren.

Die Nucleolen sind lange Zeit nach Wasserzutritt noch zu beobachten und verhalten sich in den einzelnen Kernen verschieden. In einigen werden sie kaum oder garnicht verändert, selbst nach 24 Stunden zeigen sie kein anderes Aussehen, in anderen dagegen wurden sie mehr oder weniger stark angegriffen. Ihre Substanz war gequollen und nach längerer Beeinflussung mit destilliertem Wasser zum Teil in Lösung übergegangen, wie sich später bei Konservierung zeigte.

In Kernen, in welchen im Leben deutlich »Oxychromiolen« gesehen werden konnten, verschwanden diese nach Wasserzusatz nicht, selbst nach 16 Stunden waren sie noch vorhanden. In direkt daneben liegenden Kernen, die im normalen lebenden Zustand keine Oxychromiolen zeigten, war bald alles, bis auf die oben beschriebenen wenigen Körnchen und Nucleolenreste unsichtbar.

Im Normalen sichtbare Verbindungen zwischen Netzknoten waren bald nach Zusatz von destilliertem Wasser verschwunden.

Die Grundsubstanz wird durch Aufnahme von Wasser flüssiger. Es zeigte sich dies daran, daß in freiliegenden Zellen, die durch die Wimperbewegung der Kiemen in Rotation versetzt wurden, die Nucleolenreste und einige Körnchen, die nach Wasserbehandlung meist noch sichtbar sind, im Kerninnern frei umherschwammen.

Bei Konservierung der mit destilliertem Wasser behandelten Epithelkerne unter Deckglas tritt in allen Kernen eine gleichmäßige körnelige Ausfällung ein, und die Quellung geht zurück. In den Kernen mit Oxychromiolen ist die Körnelung nach der Konservierung zahlreicher und dichter. In der Größe der ausgefällten Körnchen sind Unterschiede festzustellen. Erfolgt die Konservierung nach $^1/_2$—1stündiger Beeinflussung, so erscheinen außerdem, wie in Fig. 26b Taf. XV dargestellt ist, noch Reste von den Netzknoten, neben chromatischen Körnern und Nucleolen (oder Resten von solchen). In manchen Kernen traten auch wieder Verbindungen zwischen einzelnen Netzknoten auf. Bei der Konservierung nach 1stündiger Behandlung war in den meisten Kernen von den Verbindungen nichts mehr zu sehen und die Netzknoten bis auf geringe Reste, oder, in manchen Kernen, ganz verschwunden. Neben einem feinkörneligen Niederschlag kamen noch Nucleolenreste und größere Körner vor. Ebensolche Bilder traten auch bei späteren Konservierungen auf.

Auf den Kontrollschnitten, die von Kiemen- und Schwanzstückchen hergestellt wurden, die nach Behandlung mit destilliertem Wasser in Abständen von $^1/_2$, 1, 3 und 24 Stunden konserviert worden waren, zeigen die Epithelkerne dieselben Verhältnisse, wie sie eben beschrieben wurden. Die Kerne sind meist durch die Konservierung geschrumpft, nach 24stündiger Beeinflussung oft ziemlich erheblich. Im Innern tritt ebenfalls bei allen ein Niederschlag aus Körnchen auf, zwischen denen Größenunterschiede bestehen. Die Netzknoten haben nach längerer Behandlung mit Wasser an Größe stark abgenommen, doch sind in manchen Kernen nach 24stündiger Beeinflussung noch Teile von ihnen sichtbar. Die Nucleolen erscheinen weniger stark angegriffen, dagegen ist von Gerüstbalken oder -fäden nichts mehr wahrzunehmen. Fig. 26 stellt einen nach 24stündiger Beeinflussung mit Wasser konservierten und gefärbten Kern dar. Eine scharfe Abgrenzung (Membran) ist noch vorhanden. Die Chromatinkörnchen, die zum Teil etwas kleiner erscheinen als im normal konservierten Kern, liegen zwischen einer feinkörneligen achromatischen Grundmasse verstreut. Die Netzknoten und Verbindungen sind hier verschwunden, und von den Nucleolen finden sich nur noch helle, substanzleere Räume, um die keine Schale zu sehen ist.

b) Salzsäure 38%.

Bei Zusatz von konzentrierter Salzsäure zu den unter Deckglas in Ringerschem Gemisch liegenden Epithelkernen der Schwanzflosse werden diese ebenfalls momentan schärfer und deutlicher, um kurz darauf stark allseitig zu schrumpfen (Fig. 27 b Taf. XV). Die Schrumpfung geht allmählich etwas zurück, was darin zum Ausdruck kommt, daß sich die faltige und eckige Oberfläche der geschrumpften Kerne zum größten Teile wieder abrundet. Bei *Salamandra* folgt auf eine momentane Schrumpfung der Kerne nach Säurezusatz ziemlich starke Quellung. Hinsichtlich der darauf oder gleichzeitig erfolgenden Änderungen im Kerninnern lassen sich verschiedene Arten von Kernen unterscheiden. Einmal solche, in denen nach ungefähr 15 Minuten von dem ganzen Inhalte nichts mehr wahrzunehmen ist (Fig. 27 c). Daneben fanden sich Kerne, in welchen Reste der Nucleolen und wenige kleine Körner (wieder in einer Anzahl von 2 bis zu 6 Stück) in Brownscher Bewegung sichtbar waren, oder die Körner waren allein vorhanden. Die Nucleolenreste konnten in verschiedenen Kernen noch nach 3stündiger Einwirkung von Salzsäure gesehen werden, während die Körner bis zu 1 Stunde festgestellt wurden. Die Oxychromiolen verschwanden in Kernen, in denen sie im Leben beobachtet werden konnten, nach Zusatz von Salzsäure erst einige Minuten später als die Netzknoten (Fig. 27b). Bei einer länger als 1stündigen Beeinflussung schrumpfen die Kerne immer mehr zusammen und ihre Kontur wird häufig faltig. Fig. 28b Taf. XV zeigt die Veränderung eines Epithelkernes der Kieme nach Zusatz der Säure und seine Schrumpfung nach 4stündiger Beeinflussung (Fig. 28 c).

Eine Schrumpfung tritt gleichfalls auf, wenn nach längerer Beeinflussung destilliertes Wasser durchgesaugt, oder wenn eine Konservierungsflüssigkeit zugesetzt wird. Dabei erscheint nach kurzer Einwirkung (bis zu $^1/_4$ Stunde) von Salzsäure in den meisten Kernen neben Nucleolenresten und Körnern eine gleichmäßige körnelige Ausfällung. Nach länger als $^1/_4$stündiger Behandlung der unter Deckglas befindlichen Kerne erscheint der körnelige Niederschlag nicht mehr bei Zusatz von destilliertem Wasser oder bei der Konservierung.

Die Epithelkerne der Kiemenblättchen verhalten sich der Säure gegenüber ebenso wie die der Schwanzflosse, mit dem Unterschiede, daß bei ihnen der Inhalt schon spätestens 2 Minuten nach Zusatz verschwindet. Auch hier finden sich zuweilen in manchen Kernen noch einige wenige Körnchen in Brownscher Bewegung und Reste (anscheinend Schalen) der Nucleolen. Eine körnelige Ausfällung tritt bei ihnen schon nach einer Einwirkungsdauer der Salzsäure von 10—15 Minuten nicht mehr ein.

Dieselben Bilder wie die eben beschriebenen zeigen auch die Kerne der Schnittpräparate von Schwanz- und Kiemenstückchen, die nach $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$ und 1stündiger Einwirkung von 38%iger Salzsäure konserviert worden waren. Nach $^1/_4$stündiger Behandlung tritt auch in diesen Kernen keine Ausfällung mehr ein, doch ist in allen eine eben noch sichtbare feinstkörnige (glasige) Masse vorhanden, der Ausdruck der konservierten Grundsubstanz. Die, in manchen der ungefärbten Kerne, beobachteten wenigen Körnchen und Nucleolenreste sind auch hier zuweilen zu sehen, die Nucleolenreste in Gestalt von Ringen oder Schalen. Von den Netzknoten ist nichts mehr wahrzunehmen. In Schnitten von Material, das länger als $^1/_2$ Stunde beeinflußt worden war, sind auch die Körnchen und Nucleolenreste in den Kernen verschwunden und diese selbst stark geschrumpft (Fig. 29 Taf. XV). Eine scharfe Abgrenzung der Kerne ist nicht mehr sichtbar. Eine länger als 1—1$^1/_2$stündige Behandlung der Epidermis mit Salzsäure im Tubus oder Uhrschälchen ist nicht möglich, da nach längerer Beeinflussung das Gewebe vollständig zerfällt.

c) Ammoniak 5%.

Nach Zusatz von 5%igem Ammoniak vergehen ungefähr 2—5 Minuten, bis an den Epithelkernen eine Wirkung auftritt. Die sichtbaren Teile des Kerninhalts werden etwas undeutlicher, allmählich verschwinden die Körner und kleineren Brocken und darauf auch die größeren Netzknoten mit ihren Verbindungen. Auch die Nucleolen sind nach $^1/_4$ Stunde nicht mehr sichtbar, während bis zu dieser Zeit noch Restkörner oder Schalen zu verfolgen waren. Neben diesen Nucleolenresten waren in manchen Kernen wieder die schon mehrfach erwähnten kleinen Körner zu sehen, bei diesen Versuchen in einer Anzahl von 1—10, in einem Falle bis zu 15, die aber nach ungefähr $^1/_4$ Stunde ebenfalls nicht mehr wahrzunehmen waren. In Kernen, in denen im Leben Oxychromiolen sichtbar waren, verschwanden diese nach derselben Zeit auch.

Währenddem quillt die Zelle ziemlich stark und gleichzeitig oder kurze Zeit danach der Kern. Die Quellung der Zelle geht schließlich so weit, daß sie platzt und ihren ganzen Inhalt mit dem Kerne nach außen entleert. Die Kerne verändern sich dabei, wenn sie nicht ebenfalls platzen derart, daß sie nicht weiter verfolgt werden können. Bei den an der Peripherie der Stückchen liegenden Zellen geht dies schneller vor sich, als bei solchen, die mehr in der Mitte eines Kiemenblättchens oder Schwanzstückchens liegen. Das Entleerte bildet einen schleimigen, durchsichtigen Überzug, der beim Konservieren milchweis wird und Kiemen und Schwanz anhaftet.

Die Kerne haben in den durch die Quellung meist kreisrunden Zellen

nicht oft runde Gestalt, sondern alle möglichen Formen. Bei Zellen, die nach einer stärkeren Quellung auf einem bestimmten Stadium (bis zu $^1/_2$ Stunde) verharrten, nahm der allmählich aufquellende Kern meist die eine Seite der Zelle ein, während der Zellinhalt auf die andere gedrängt wurde.

Werden diese nicht geplatzten, widerstandsfähigeren Zellen nach $^1/_4$ Stunde konserviert, so tritt in den Kernen Ausfällung ein, bestehend aus kleinen Brocken, Körnern und Teilen der Nucleolen. Oxychromiolen erscheinen in den betreffenden Kernen ebenfalls wieder. Die Grundsubstanz bildet in den meisten Kernen ein Wabenwerk, in dessen Wänden die Brocken und Körner liegen.

Bei Konservierung nach $^1/_2$- und 1stündiger Beeinflussung treten Kerne auf, wie Fig. 30 einen darstellt, die an Fig. 12 Taf. XV (s. auch Textfig. 4) erinnert, mit mehr oder weniger auseinandergeflossener Grundsubstanz. Da bei *Limnaea* ähnliche Bilder erst viel später aufgetreten waren, ist hier also eine raschere Lösung der Membran erfolgt. Die Netzknoten- und die Nucleolenreste sind von den Chromatinkörnchen nicht zu unterscheiden. Ob an manchen der letzteren vollständig oder teilweise Lösung eingetreten ist, wie einige Körnchen, die kleiner als im Normalen sind, annehmen lassen, ist nicht festzustellen. Eine länger als 1stündige Beeinflussung halten die meisten Zellen und Kerne nicht aus, ohne zu zerfließen. In den Kontrollschnitten sind die meisten Kerne sogar schon nach $^1/_4$ Stunde vollkommen zerstört. Vorher zeigen sie dasselbe, wie die eben beschriebenen Kernbilder.

d) Natriumcarbonat 10 %.

Nach Zusatz von Natriumcarbonat tritt ebenfalls eine sehr starke allmähliche Quellung der Kerne auf, doch geht diese nicht so weit, daß ein Platzen derselben erfolgt. Die Skizze (Textfig. 10) stellt die bei der gleichen Vergrößerung mit dem Zeichenapparat festgelegte Kontur eines gequollenen, und die desselben Kernes in normalem Zustand dar. Der Kerninhalt quillt ebenfalls, doch sind in der ersten Viertelstunde noch Netzknoten und zahlreiche schwach lichtbrechende Körner, die sich in Brownscher Bewegung befinden, zu sehen. Auch später (nach 1 Stunde) sind noch einige Körnchen und Brocken wahrzunehmen. Die Nucleolen werden nach $^1/_4$ Stunde undeutlich, verschwinden aber in den meisten Kernen nicht, das Gleiche gilt von den Oxychromiolen in Kernen, in welchen sie im Normalen festgestellt wurden.

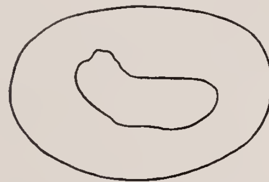


Fig. 10.
Umfang eines normalen Epidermkernes von Triton (innen), und desselben, $^1/_4$ Stunde nach Zusatz von 10% kohlens. Natron (außen).

In einigen Kernen waren »Falten« sichtbar, wie sie auch bei den Versuchen mit 10%iger Kochsalzlösung auftreten (s. Fig. 34 Taf. XVI), überhaupt zeigen die Kerne einige Ähnlichkeit mit den dort beschriebenen Bildern, so fanden sich auch hier Kerne mit in der Mitte zusammengeschobenem Inhalt (Fig. 32 Taf. XVI). Nach ungefähr 3stündiger Einwirkung geht die Quellung der Kerne etwas zurück und die vorher kaum oder schwach sichtbaren Körner und Nucleolen werden deutlicher. Eine weitere Änderung erfolgt später nicht mehr.

Bei Konservierung nach kurzer Zeit (1/4 und 1/2 Stunde) erscheint der Kerninhalt wenig verändert wieder und die Grundsubstanz zeigt wabige Anordnung. Nach längerer Zeit (1 Stunde) sind die Netzknoten kleiner geworden und die Nucleolen bestehen meist aus einem kleinen Brocken, der in geringem Abstand von einer Schale umgeben wird. Die ausgefällten Chromatinkörner liegen meist in den Wänden der wabigen Grundsubstanz eingebettet und scheinen unverändert. Bei späteren Konservierungen schrumpfen die Körner stärker als zu Anfang. In der Größe der ausgefällten Chromatinkörnchen sind keine Unterschiede zu erkennen. Die Nucleolen sind meist noch vorhanden, aber stark verändert und infolgedessen nur schwer wiederzufinden.

Außer stärkerer Schrumpfung zeigen die Kerne der Schnitte keine Verschiedenheit von den eben beschriebenen. Fig. 31 Taf. XVI stellt einen nach 1stündiger Behandlung mit Natriumcarbonat konservierten und Fig. 33 Taf. XVI einen nach 3stündiger Einwirkung konservierten Epithelkern dar; bei letzterem sind die Strukturteile in der Kernmitte zusammengeschoben.

e) Kochsalzlösung 10%.

Bei den Versuchen mit 10%iger Kochsalzlösung waren ihrem Verhalten nach 2 Arten von Kernen zu unterscheiden. Einmal solche, in welchen eine mehr oder weniger starke Quellung der Netzknoten, ihrer Verbindungen und der Chromatinkörner stattfand. Auch die Nucleolen waren in ihnen nach längerer Zeit verändert und zwar blieb entweder noch eine Schale, die nach 3 Stunden noch konstatiert werden konnte übrig (dies war am häufigsten der Fall) oder man sah noch einen Restbrocken.

Dann traten zweitens Kerne auf, in welchen der ganze sichtbare Inhalt in der Kernmitte auf einem wabigen Klumpen zusammenlag (Fig. 33). Das Zusammengedrängte war entweder von länglicher oder runder Gestalt. Die Strukturteile des Kernes werden demnach durch die eindringende Kochsalzlösung von der Membran zurückgedrängt, entweder mehr von zwei Seiten oder mehr allseitig (Textfig. 11a). Dabei hinterläßt die zusammengedrängte Substanz Spuren

in Gestalt von äußerst feinen Fädchen, wie eines z. B. in Fig. 35 Taf. XVI dargestellt ist. In dem Raume zwischen der Masse und der Membran war außer den Fädchen entweder nichts mehr wahrzunehmen, oder es fanden sich einige Körner und Brocken, oder nur wenige Körner darin.

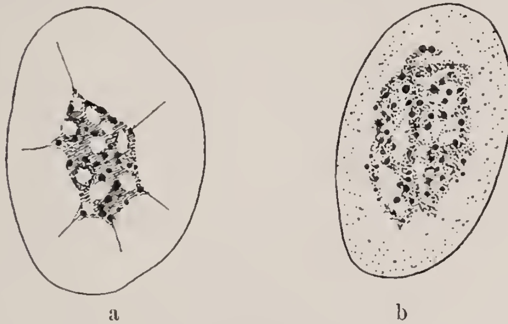


Fig. 11.
Epidermiskerne von Triton,
a nach 1/2 stündiger Behandlung mit NaCl 10%, frisch, b konserviert nach 1. Stunde.

Diese Brocken waren den im geschädigten Tritonkern beschriebenen pseudochromatischen Klumpen sehr ähnlich und sind sehr wahrscheinlich mit ihnen identisch (ev. auch die Körner), also erst sekundär entstanden und an ihren Platz gelangt. D e r i n d e r K e r n m i t t e z u s a m m e n g e d r ä n g t e s i c h t b a r e I n h a l t v e r s c h w a n d i n m a n c h e n K e r n e n d u r c h Q u e l l u n g f a s t v o l l s t ä n d i g, i n a n d e r e n b l i e b e r u n g e q u o l l e n (Fig. 33 Taf. XVI). In Epithelkernen des Schwanzes fanden sich außer diesen 2 Kernarten häufig noch solche mit einem Wabenwerk, oder Kerne, wie Fig. 34 Taf. XVI einen darstellt. Die Oxychromiolen wurden durch die Lösung nicht verändert.

Bei Konservierung der verschieden lange behandelten Kerne unter Deckglas tritt feinkörnelige Ausfällung ein. In den Kernen der ersten Art erscheinen außerdem die Nucleolen wieder, wenig verändert und wie oben beschrieben, daneben auch Netzknoten, aber bedeutend kleiner als im Normalen und einzelne Körner. Zuweilen waren noch Verbindungen zwischen einzelnen Netzknoten vorhanden.

In den Kernen der zweiten Art tritt bei der Konservierung der zusammengedrängte Inhalt deutlich hervor, meist als ein Wabenwerk mit Körnchen und kleinen Brocken dazwischen, wie dies Fig. 35 zeigt. Die feinkörnelige Ausfällung erfolgt bei ihnen in dem Raume zwischen dem Zusammengedrängten und der Membran.

Nach längerer Beeinflussung (1, 3 Stunden und mehr) erscheinen beim Konservieren in den Kernen der ersten Art keine Netzknoten mehr, aber eine körnelige Ausfällung und Nucleolenreste. In manchen Kernen,

besonders solchen der Schwanzflosse, treten wabenartige Bildungen auf, wie dies ähnlich bei *Limnaea* der Fall war (Fig. 36 Taf. XVI). In den Kernen der zweiten Art erscheinen ebenfalls nur noch Körnchen und Nucleolenreste und keine Netzknoten mehr. In der Größe der ausgefällten Körnchen treten deutliche Unterschiede auf. Eine Kernmembran ist nach 24stündiger Einwirkung noch vorhanden, wie an Falten, bei hoher oder tiefer Einstellung, zu sehen ist. Nach 3stündiger Beeinflussung trat an Kernen mit sichtbaren Strukturteilen beim Konservieren keine Änderung ein, sie blieben vielmehr nach wie vor, höchstens schrumpften sie etwas.

Kontrollschnitte von Material, das nach $1/_2$, 1, 3 und 24 Stunden konserviert worden war, zeigen in den Kernen im wesentlichen keine Unterschiede von den eben geschilderten Kernen der Totalpräparate. Fig. 35 Taf. XVI stellt einen Epithelkern der Schwanzflosse dar, der nach 1stündiger Beeinflussung konserviert worden war. Die Strukturteile sind in der Kernmitte zusammengedrängt; die Netzknoten sind bereits stark verändert und nicht mehr festzustellen (Textfig. 11b). Die Grundsubstanz ist in feinen Körnchen ausgefallen. Auch in dem Kerne der Fig. 36 sind die Netzknoten nicht mehr nachzuweisen und ebenso die Nucleolen. Die Chromatinkörnchen scheinen unverändert. Die ebenfalls in feinen Körnchen ausgefällte Grundsubstanz läßt durch die Schrumpfung der Kerne das Innere vollständig dunkel erscheinen.

D. Unio batavus und Anodonta cygnea.

1) Untersuchung der lebenden und konservierten Keimbläschen.

Die Untersuchungen der *Unio-* und *Anodonta*-Eier wurden, wie dies im methodischen Teile erwähnt ist, in Ovarialflüssigkeit ausgeführt, da künstliche Flüssigkeiten nach kürzerer oder längerer Zeit nachteilige Wirkungen, vor allem Schrumpfungen hervorriefen. Die Eier wurden in einem Tropfen der Ovarialflüssigkeit auf einen Objektträger gebracht und dann unter dem Binocular mit spitzen Nadeln angestochen. Dabei zeigte sich, daß das Ei eine verhältnismäßig widerstandsfähige und elastische Membran besitzt, da erst dann ein Loch entstand, wenn die Membran von der Nadel senkrecht getroffen wurde. Das Plasma mit den Dotterkörnchen quillt darauf zusammen mit dem Keimbläschen heraus. Beim Passieren der Öffnung in der Eimembran kann sich, besonders wenn diese klein ist, das Keimbläschen in die Länge ziehen, um sich nach dem Durchgange wieder abzurunden. Nach einiger Übung gelingt es auch, das Keimbläschen zu öffnen, was, wie oben (s. Methode) schon angedeutet, auf zweierlei Art ausgeführt wurde, einmal ebenfalls durch Anstechen mit

einer sehr feinen Nadel und dann durch Strömungserregungen. Bei letzterem Verfahren wurde die Nadelspitze langsam in die Nähe eines Keimbläschens gebracht, das vorher festgelegt worden war. Das Festlegen ist einfach dadurch zu bewerkstelligen, daß man das Keimbläschen an den Rand des Flüssigkeitstropfens bringt, wo es dann meist an der Unterlage haften bleibt. Bewegt man nun die Nadel rasch von dem Keimbläschen weg, so bringt die dadurch erzeugte Strömung dieses zum Platzen. In beiden Fällen quillt dann der Inhalt, indem einige größere und kleinere Körner, die Nucleolen, zu sehen sind, heraus, was nicht zu rasch und nicht zu langsam erfolgt. Das Keimbläschen fällt dabei zusammen und ein feines Häutchen, das sich meist etwas faltet, bleibt zurück. Leider reicht die stärkste Vergrößerung des Binoculars nicht aus, um den herausquellenden Inhalt genauer untersuchen zu können. Es wurde dies deshalb am nicht geöffneten inner- und außerhalb des Eies befindlichen Keimbläschens mit dem Aprochromaten 1,5 mm ausgeführt, dabei wurde wieder auf schnelle Herstellung der Präparate großer Wert gelegt.

Außer den bereits festgestellten Nucleolen fanden sich nun hierbei noch zahlreiche kleinere und größere Körnchen, die von einer gewissen Größenklasse abwärts Brownsche Bewegung zeigten. Die Fig. 37a u. b Taf. XVI sind nach eiligen Skizzen hergestellt und zeigen normale Keimbläschen in den ersten 5 Minuten (vom Aufschneiden des lebenden Tieres an gerechnet). Von den zahlreichen Nucleolen möchte ich, im Anschluß an Flemming, den größten als Hauptnucleolus und die anderen kleineren als Nebennucleolen bezeichnen. Der Hauptnucleolus besteht, wie in der Figur zu sehen ist, und wie dies von Flemming und O. Hertwig schon beschrieben wurde, aus 2 verschiedenen Teilen, einem kleineren stärker lichtbrechenden und stärker tingierbaren und einem größeren blasseren und schwächer färbbaren. Die kleineren Nebennucleolen zeigen die gleiche Lichtbrechung und Tingierbarkeit wie der große Teil des Hauptnucleolus. Beide Nucleolenarten enthalten größere und kleinere Vacuolen, deren Zahl sehr verschieden sein kann. Der größere Teil des Hauptnucleolus erscheint, wie auch in der Figur angedeutet ist, gegen den kleineren abgeplattet und beide scheinen von einer Schale umgeben zu sein. Bei starkem Druck auf das Deckglas war es nicht möglich, Doppelnucleolen, welche dem in Fig. 37a Taf. XVI ähnlich waren, aus dem Zusammenhange zu bringen. Beide dehnen sich durch den Druck stark aus und ziehen sich nach Aufhebung desselben, einer teigartigen Masse gleich, wieder zusammen.

Neben Doppelnucleolen kamen in älteren Eiern auch (aber selten) Nucleolen vor, bei welchen 3 und 4 Teile zusammenhingen (Fig. 37b Taf.

XVI), während im jungen Eierstocksei, wie dies auch Flemming schon beschrieben hat, der große Kernkörper nur aus einem Teil besteht.

Die Fig. 38—41 Taf. XVI sollen die Wirkungen zeigen, welche verschiedene Konservierungsflüssigkeiten im Keimbläschen hervorrufen. Am besten und der Wirklichkeit wohl am nächsten kommend, dürfte das mit Herrmannscher Flüssigkeit konservierte Keimbläschen ausgefallen sein (Fig. 38). Schon sehr verschieden davon erscheint Fig. 39, ein mit Flemming (stark) behandeltes Objekt. Die Flüssigkeit ist, wie auf den Schnitten deutlich festgestellt werden konnte, von der linken Seite zuerst in das Präparat und das Keimbläschen eingedrungen und hat den Inhalt mehr nach der rechten Hälfte gedrängt. Gleichzeitig lehren diese Figuren noch, daß Essigsäuregemische zur Konservierung dieser Keimbläschen zu vermeiden sind, da Essigsäure, wie dies schon bekannt ist (Flemming, O. Hertwig) eine starke Wirkung auf die Nucleolen, besonders auf den größeren blasseren Teil des Hauptnucleolus ausübt.

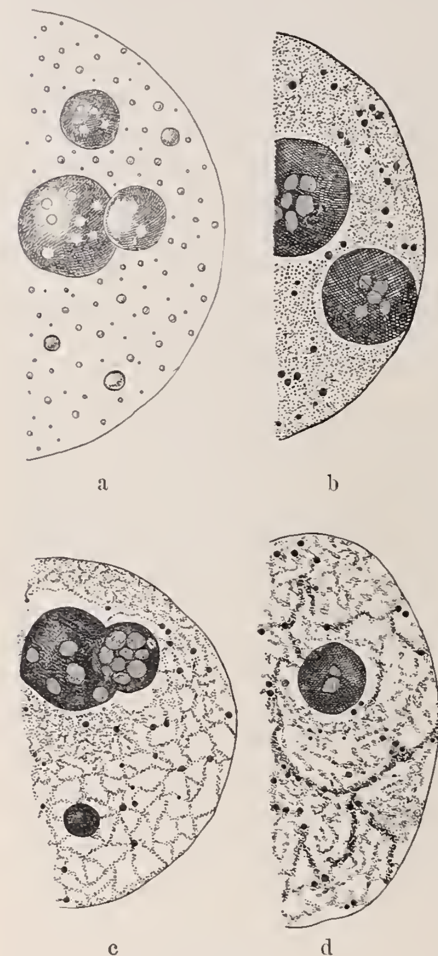


Fig. 12.
Teilansichten des Keimbläschens von Unio, a lebend, b konserviert in Hermannscher Lösung, c in Flemmingscher, d in Zenkerscher. b—d aus Schnitten.

Nach Flemming und O. Hertwig läßt Essigsäure von 2—5% den größeren, blasseren Teil des Hauptnucleolus rasch aufquellen und ganz oder beinahe verschwinden, während der kleine, glänzende auch etwas quillt, aber noch deutlich zu sehen ist. O. Hertwig gibt dann weiter an, daß sich der größere blassere Teil bei Anwendung von stärkerer Essigsäure vollständig auflöse, während der kleinere noch erhalten bleibt, sich aber bei einer weiteren Konzentration der Säure ebenfalls löst. In Essigsäure unter 0,25% schrumpft

dagegen der glänzende Teil des Hauptnucleolus nach FLEMMING und wird körnig, während der blasse Teil und die Nebennucleolen in verblaßtem Zustand erhalten bleiben. Endlich hat FLEMMING noch festgestellt, daß bei Anwendung der 5 %igen Essigsäure der ganze Kern aufquillt, nach Zusatz der schwachen aber etwas schrumpft.

Ziemlich verschieden von den anderen ist das mit ZENKER konservierte Keimbläschen, Fig. 40a Taf. XVI. Neben einer feinkörnelig rinseligen Grundmasse ist hier noch ein Gerüstwerk erzeugt worden, in dem die Chromatinkörnchen eingebettet sind. Ein zweites ebenfalls mit ZENKER konserviertes (Fig. 40b) zeigt die trotz gleicher Konservierung bei ungleich großen, also wohl verschieden alten Keimbläschen oft auftretenden Verschiedenheiten. Andere Sublimatgemische ergeben oft starke Veränderungen. Gute Bilder lieferte noch Pikrinsalpetersäure (Fig. 41 Taf. XVI), die dann auch den Osmiumgemischen vielfach vorgezogen wurde, da die mit den letzteren konservierten Keimbläschen schwer färbbar sind.

Bei Anwendung von Kernfarbstoffen färbt sich, wie bereits bekannt und wie dies auch in den Figuren angedeutet wurde, der stark lichtbrechende Teil des Hauptnucleolus besonders intensiv, weniger der andere; und in gleicher Weise wie dieser letzte auch die Nebennucleolen. Um die Nucleolen ist auch im Schnittpräparat ein dunkler Ring (Schale) zu sehen, besonders deutlich meist bei den stark chromatischen. Die größeren Nucleolen sind fast alle vacuolisiert, doch fanden sich auch unter den großen schwach färbbaren solche ohne Vacuolen. Die größeren Körner färben sich mit den Kerntinktionen stark, wenn wir sie also in der üblichen Weise bezeichnen wollen, müssen wir sie Chromatinkörper nennen; die feineren Körnchen nehmen dagegen keine Farbe an.

2) Lösungsversuche.

a) Wirkungen des destillierten Wassers.

Die in den Keimbläschen durch destilliertes Wasser hervorgerufenen Änderungen sind je nach Kernindividuen verschieden. Die Körnchen quellen entweder und verschwinden ganz oder sie bleiben schwach lichtbrechend sichtbar und sind, sofern sie sich nicht zu einzelnen Strecken oder Inseln zusammenlagern, in lebhafter BROWNscher Bewegung. Ein solches Zusammenlagern der Körnchen tritt erst nach einiger Zeit auf. Nach 24 Stunden wurde häufig die Lichtbrechung der Körnchen in den Keimbläschen mit wenig gequollenem Inhalt stärker und die BROWNsche Bewegung hörte auf. Ihr Inhalt war demnach gelatiniert, wie auch durch Zerdrücken der Keimbläschen leicht festzustellen war. In den anderen Keimbläschen dagegen war keine Änderung eingetreten. Fig. 42 Taf. XVI

stellt ein Keimbläschen von *Unio* nach 2stündiger Behandlung dar. Neben Körncheninseln und -strecken, in denen auch die Nebennucleolen eingelagert sind, finden sich zwischen diesen noch zahlreiche schwach lichtbrechende freie Körnchen — deren Zahl jedoch meist geringer ist als in diesem Fall. Ein scharfer Unterschied zwischen 2 Größenstufen ließ sich bei den Lösungsversuchen meist nicht mehr machen, so daß hier wie im folgenden Abstand davon genommen ist, über die kleineren Körnchen des lebenden Kerns besondere Aussage zu machen.

Die Nucleolen hatten sich hier, wie nicht selten, kaum verändert. Der größere blasse Teil des Hauptnucleolus ist wenig gequollen und wie der kleinere, an dem eine andere Änderung nicht wahrgenommen wurde, stark vacuolisiert. In den meisten Fällen quillt der große blasse Teil des Hauptnucleolus stärker und zeigt dann eine Menge kleine Vacuolen (ähnlich wie dies letztere in der Fig. 42 Taf. XVI dargestellt ist), während vorher nur ganz wenige sichtbar waren. Die Quellung des Nucleolus bewirkt demnach auch eine solche, sowie eine Vermehrung, der Vacuolen. Zuweilen ist die Quellung dieses Teiles so stark, daß er fast verschwindet. Nach einigen Stunden (3—6) tritt dann oft wieder Schrumpfung ein, durch die seine Oberfläche runzelig wird. Dasselbe Verhalten zeigen auch die kleinen Nebennucleolen. Der kleinere stark lichtbrechende Teil schrumpft etwas und wird dadurch noch stärker glänzend. Nach ungefähr 24 Stunden wurden die Keimbläschen kleiner; zu Anfang (nach Wasserzusatz) waren sie ein wenig gequollen. Ob also der Kernsaft beim Baden der Zelle in Wasser selbst wasserreicher wird, oder die Veränderungen indirekt bewirkt sind, steht nicht sicher. Doch spricht ein Vergleich der, beide mit Zenker konservierten, Fig. 40a und 44 Taf. XVI für eine Extraktion von Kerninhalt bei der letzten (vgl. Textfig. 13a), was wohl eine Folge von Wassereintritt sein mag.

Bei Konservierungen unter Deckglas treten Bilder auf, ähnlich dem in Fig. 42 dargestellten Keimbläschen, mit dem Unterschiede, daß in dem Raume zwischen den Körncheninseln und der Membran eine starke feinkörnelige und rinselige Ausfällung eintritt. Die Quellung des größeren Teiles vom Hauptnucleolus geht wieder zurück und zuweilen wird seine Oberfläche faltig.

Die Kernbilder der Kontrollschnitte von Eiern, die nach $^1/_2$, 1 und 3 Stunden konserviert worden waren, unterscheiden sich kaum von normal konservierten Keimbläschen. Nach kürzerer Beeinflussung ist die Ausfällung (Körnchen und Gerinnsel) noch ziemlich regelmäßig, später mehr in Gestalt eines engen Maschen- oder gröberen Gerüstwerkes angeordnet. Die Chromatinkörnchen treten vermöge ihrer Färbung deut-

lich hervor und sind unverändert. Die Figuren 43 und 44 Taf. XVI zeigen 2 Keimbläschen, die beide nach 24stündiger Beeinflussung mit Wasser konserviert wurden. Das der Fig. 44 ist bedeutend geschrumpft und weist auf teilweises Herausdiffundieren des Kernsaftes hin. Der chromatische Nucleolus ist nicht angegriffen, dagegen ist von dem achromatischen im Keimbläschen der Fig. 43 nur noch ein kleiner Rest vorhanden; die Nebennucleolen sind ganz verschwunden. Der »achromatische« zeigt sich also dem Chromatin der Autoren weniger ähnlich wie der achromatische! Die vorläufig als »Chromatinkörnchen« bezeichneten Körperchen sind aber anscheinend auch nicht angegriffen. Der Kernsaft ist in feinen engen Maschen ausgefällt worden; der der anderen Figur feinkörnelig gerüstartig.

b) Salzsäure 38%.

Nach Zufließen der Salzsäure zu den Eiern quellen manche Keimbläschen etwas und gleichzeitig auch die Körnchen und Nucleolen, andere Keimbläschen dagegen schrumpfen ein wenig; während die Körnchen und Nucleolen zu Anfang noch schwach lichtbrechend sichtbar sein können, sind sie nach einiger Zeit ($^1/_2$—1 Stunde) vollkommen verschwunden. Die Keimbläschenmembran war nach 1 Stunde noch vorhanden, wie an Faltungen und Dellen, die durch anstoßende Brocken an freischwimmenden Keimbläschen hervorgerufen wurden, zu sehen war. Nach 3stündiger Einwirkung war sie bei vielen gelöst (Fig. 46 Taf. XVI). Neben diesen Keimbläschen ohne jeglichen sichtbaren Inhalt nach Säurezusatz fanden sich, wie gesagt, auch solche, in denen die Körnchen zu Inseln und Strängen zusammengelagert wenig gequollen sichtbar blieben. Von den Nucleolen dieser Keimbläschen quellen der große blasse Teil des Hauptnucleolus ebenso die Nebennucleolen auch und verschwinden meist, während der kleinere stark lichtbrechende Teil momentan ebenfalls unter Größerwerden der Vacuolen quillt, um bald darauf wieder zu schrumpfen. Allem Anscheine nach war die Membran dieser Keimbläschen für konzentrierte Salzsäure nur zum Teil durchlässig. Auch bis zu 6 Stunden war trotz langsamem stetigen Durchfließen der Säure unter dem Deckglase keine Änderung in ihnen eingetreten. Beim Öffnen solcher Keimbläschen in der Salzsäure erfolgte kein Herausquellen des Inhaltes, es trat vielmehr feinkörnelig rinselige Ausfällung in ihnen ein, und die Körner und Nucleolen wurden deutlicher.

Wurden die zuerst beschriebenen Keimbläschen, deren Membran für Salzsäure offenbar vollkommen durchlässig war, nach $^1/_2$stündiger Beeinflussung konserviert, so trat regelmäßige feinkörnelige und rinnselige Ausfällung ein, zwischen der die Chromatinkörnchen verstreut lagen,

die in der Größe von den im normalen Keimbläschen gesehenen nicht abwichen. Von den Nucleolen, die ebenfalls wieder erschienen, war der große blasse Teil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen bereits stark angegriffen, weniger der stärker lichtbrechende (»chromatische«!). Beide waren geschrumpft und der größere Teil im Innern wabig. Bei Konservierung nach 1, 3 und 6 Stunden waren nur noch Reste der stark lichtbrechenden vorhanden, während der schwach lichtbrechende und die Nebennucleolen nicht mehr festgestellt werden konnten. In der Größe der »Chromatinkörnchen« waren Unterschiede zu bemerken und soweit festgestellt werden konnte, war an manchen teilweise oder völlig Lösung eingetreten.

Fig. 45 Taf. XVI stellt einen Schnitt durch ein Eierstocksei von *Anodonta* dar, das nach $^1/_2$ stündiger Säureeinwirkung konserviert worden war. Das Keimbläschen ist stark gequollen und hat das Eiplasma auf einen schmalen Saum zusammengedrängt. Das Innere ist mit zahlreichen feinen achromatischen Körnchen erfüllt, zwischen denen die Chromatinkörner liegen. Von den Nucleolen ist nur noch ein chromatischer Rest vorhanden, der auf der linken Seite eine deutliche Begrenzung zeigt, die oben sehr wahrscheinlich gelöst war, da die Nucleolarsubstanz einer teigartigen Masse gleich nach dieser Seite geflossen ist und von der Konservierungsflüssigkeit feinkörnelig niedergeschlagen wurde.

Nach 3stündiger Beeinflussung der Eier fanden sich in Schnitten nur noch in ganz wenigen Keimbläschen geringe Reste von Nucleolen in der Gestalt größerer Körnchen. Die Chromatinkörner hatten sich zum Teil wohl gelöst, da ziemlich viele Körner, kleiner als im Normalen, vorhanden sind (Fig. 46 Taf. XVI). Daß ein Auswaschen von Chromatin und Ansammeln am Rande des Keimbläschens stattgefunden hat, wie die Fig. 46 zu lehren scheint, ist möglich, aber nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Die Keimbläschenmembran ist gelöst, wie besonders auf der rechten Seite deutlich zu sehen ist. Eine länger als 3stündige Behandlung der Eier im Tubus war nicht möglich, da dann das Bindegewebe zerfiel.

c) Ammoniak 5%.

Die Reaktion der Keimbläschen auf 5% Ammoniak erfolgte auf dreierlei Art und Weise. Bei einigen Keimbläschen trat nach Zusatz eine schwache Quellung auf, und ebenso quollen auch der große blasse Teil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen, während an dem kleinen stark lichtbrechenden Teil keine Änderung zu bemerken war. Die Körnchen waren in diesen Keimbläschen kaum oder gar nicht gequollen und befanden sich gleich zu Anfang in Brownscher Bewegung. Der ganze Inhalt war also noch wenig verändert sichtbar.

Eine zweite Art von Keimbläschen reagierte in der Weise, daß sie nach Ammoniakzusatz allseitig etwas schrumpften, ihre Contur dadurch aber nicht deutlicher, eher undeutlicher wurde. In ihnen quollen der schwach lichtbrechende Teil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen ganz bedeutend, während der kleine stark lichtbrechende Teil stark schrumpfte (Fig. 47 Taf. XVI). Um die geschrumpfte Masse des letzteren liegt ein von Substanz freier, heller, nach außen scharf abgegrenzter Hof, wie dies auf der Figur zu sehen ist. Im übrigen waren in diesen Keimbläschen meist noch einige wenige Körnchen sichtbar. Nach ungefähr

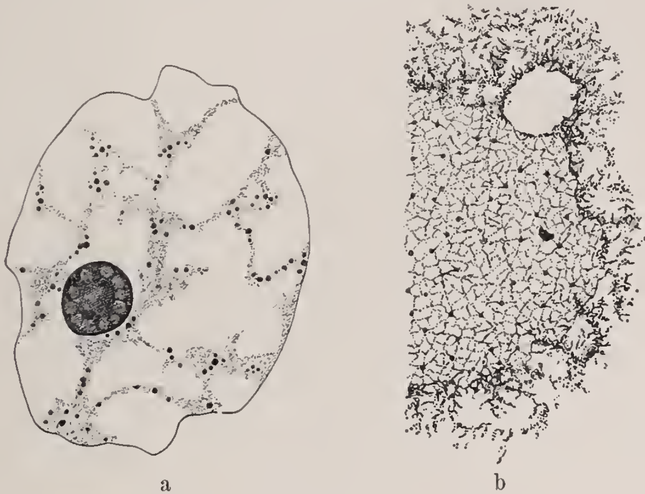


Fig. 13.

Schnitte des Keimbläschens von Unio, in »Zenker« konserviert, a nach 24 Stunden in Wasser, b nach $^1/_2$ Stunde in Ammoniak (mit Plasmaausschnitt).

$^1/_2$—1 Stunde war in einigen der Keimbläschen eine gleichmäßige feinkörnelige Ausfällung eingetreten, während sich alles übrige nicht geändert hatte. Der große blasse Teil des Hauptnucleolus war, wie sich bei manchen dieser Keimbläschen zeigte, nach 3stündiger Einwirkung im Innern teigartig, da er, bei Druck auf das Deckglas, alle möglichen Formen annahm und auch beibehielt. Die Membran dieser Keimbläschen war nach 3 Stunden noch vorhanden, wie sich an Faltungen zeigte.

Eine dritte Art von Keimbläschen quoll nach Ammoniakzusatz sehr stark und der ganze Inhalt verschwand durch die Quellung für das Auge vollständig. Der Durchmesser eines mittelgroßen Keimbläschens, das nach der Quellung mit gleicher Vergrößerung wie Fig. 47 skizziert wurde, mißt in der Skizze 5,4 cm. Es war aber vielfach nicht mehr möglich, die Außengrenze der so stark gequollenen Keimbläschen fest-

zustellen. Die Membran hatte sich, bei einigen anscheinend nach $^1/_2$ bis 1 Stunde, gelöst.

Während bei der ersten Art der Keimbläschen offenbar keine Ammoniakwirkung vorliegt, die Membran also anscheinend für Ammoniak undurchlässig war, scheint in den beiden letzten Fällen, besonders in dem dritten, der auch mit den bei *Triton* und *Limnaea* auftretenden Wirkungen übereinstimmt, Ammoniak wirklich eingedrungen zu sein.

Beim Konservieren nach $^1/_2$, 1 und 3stündiger Einwirkung schrumpfen diese Keimbläschen und ihre Kontur wird wieder deutlich sichtbar. Im Innern erfolgt feinkörnelige Ausfällung und dazwischen erscheinen die Chromatinkörnchen teilweise kleiner wieder (Fig. 48 Taf. XVI). Von den Nucleolen war der große blasse Teil des Hauptnucleolus wabig oder netzartig innen, mit einigen Körnchen, während der stark lichtbrechende Teil meist körnelig oder brockig war. Nach 3stündiger Behandlung konnte nichts mehr mit Sicherheit festgestellt werden, da die Keimbläschenmembran gelöst war und der Inhalt sich teilweise mit dem Eiplasma vermischt hatte.

Auf den Kontrollschnitten finden sich nach $^1/_2$ und 1stündiger Einwirkung Keimbläschen, wie solche in Fig. 48 und 49 Taf. XVI dargestellt sind. Eine Membran ist hier schon nach $^1/_2$ Stunde nicht mehr vorhanden, doch haben sich die Keimbläschen, in welchen der Kernsaft als ein netzartig angeordnetes Gerinnsel ausgefallen ist, noch nicht mit dem Plasma vermischt. Die Chromatinkörnchen sind noch vorhanden, nach längerer Beeinflussung zum Teil aber kleiner als im Normalen. Von dem chromatischen Teil des Hauptnucleolus sind in Fig. 48 noch 2 kleinere Brocken zu sehen, statt des achromatischen dagegen der leere, doch noch abgegrenzte Raum (Textfig. 13b, S. 327). Sein Inhalt ist demnach unter Quellung in Lösung übergegangen und nach außen diffundiert oder hat sich in der Grundsubstanz gelöst. Auf Schnitten, deren Material 3 Stunden und länger behandelt worden war, ist in den Keimbläschen absolut nichts mehr vorhanden und diese selbst sind als helle runde oder ovale Räume im Eiplasma sichtbar.

d) Natriumcarbonat 10%.

Natriumcarbonat ruft an den Keimbläschen zweierlei verschiedene Wirkungen hervor, einmal tritt eine minimale Schrumpfung auf, das andere Mal wurde bei einigen Versuchen an manchen eine schwache Quellung beobachtet. Die Chromogranula werden bald nach Zusatz schwächer lichtbrechend und verschwinden entweder ganz oder bis auf wenige Körnchen. Diese wenigen bleiben dann meist in den betreffenden Keimbläschen auch bis zu 6 und 24 Stunden schwach lichtbrechend sichtbar. Beide

Nucleolenarten quellen sofort nach Zutritt der Lösung stark, unter Größerwerden der Vacuolen, und sind in den meisten Fällen schon nach einigen Sekunden nicht mehr zu sehen. In manchen Keimbläschen trat ebenfalls starke Quellung der Nucleolen auf, die jedoch nicht so kräftig war, daß diese vollständig verschwanden, vielmehr blieb die Contur des Hauptnucleolus eben noch sichtbar. Während also in vielen Keimbläschen bald nach Zusatz von Sodalösung der ganze Inhalt für das Auge verschwunden ist, sind in einigen ein paar Körnchen, oder die Contur des Hauptnucleolus oder beides zusammen noch vorhanden und hierin trat am umrandeten Präparat bis zu 24 Stunden nur in bezug auf die Nucleolen eine kleine Änderung auf. Nach 6—24 Stunden konnte nämlich in Keimbläschen, in welchen die Nucleolen völlig verschwunden gewesen waren, ihre Quellung zurückgehen und die Conturen, besonders die des Hauptnucleolus, deutlich werden.

Bei Ausfällung nach kurzer Einwirkung ($^1/_2$ und 1 Stunde) von Natriumcarbonat schrumpfen manche Keimbläschen etwas und die Chromatinkörnchen treten wieder deutlich und unverändert inmitten einer rinnseligen Ausfällung zutage. Die Nucleolen erscheinen ebenfalls wieder, sind aber im Innern verändert und zwar ist die Nucleolarsubstanz meist zusammengezogen und nach außen hin scharf begrenzt. Nach 3-, 6stündiger und längerer Beeinflussung treten bei der Konservierung unter Deckglas im Innern der Keimbläschen Falten und Waben auf, denen die wenig veränderten Chromatinkörnchen anhängen. Die Nucleolen waren häufig, der Waben wegen, nicht mehr mit Sicherheit wiederzufinden, besonders nach längerer Behandlung. Wo sie aber deutlich hervortraten, war ihr Aussehen dem der oben beschriebenen ähnlich. Es erschien wieder eine scharfe Abgrenzung mit einigen Körnchen und Gerinnsel darin, so daß es auch hier den Anschein hat, als wäre die Nucleolursubstanz zum Teil, bei manchen, nach langer Einwirkung, anscheinend ganz hinwegdiffundiert.

Dies zeigt sich auch deutlich auf den Kontrollschnitten und ist in Fig. 50 Taf. XVI von einem Keimbläschen, das 1 Stunde im Tubus mit Sodalösung behandelt und dann konserviert worden war, dargestellt. Es ist deutlich eine scharfe Begrenzung des Hauptnucleolus (unsicher, ob des achromatischen Teiles) bestehen geblieben, mit Körnchen und Gerinnseln im Innern. Der Kernsaft ist teilweise in Waben und teilweise als feines Gerinnsel ausgefallen. Hauptsächlich in den Wabenwänden liegen die Chromatinkörnchen, die zum Teil kleiner sind als im Normalen. Bemerkenswert ist noch, daß die Keimbläschenmembran gelöst ist, was nach 1stündiger Beeinflussung auf den Schnitten noch nicht bei allen, nach 3 und

6 Stunden bei allen der Fall ist. Im übrigen unterscheiden sich die Keimbläschen der Schnitte des länger beeinflußten Materials nur wenig von dem der Fig. 50. In vielen ist noch die Schale des Hauptnucleolus mit wenigem, in manchen mit keinem Inhalt zu sehen (Fig. 51 Taf. XVI). Auch in ihnen ist der Kernsaft teilweise in Waben ausgefallen, in deren Wänden die Chromatinkörnchen sitzen, die ebenfalls zum Teil kleiner als im normal konservierten Kern sind.

e) Kochsalzlösung 10%.

In manchen Keimbläschen tritt sofort nach Zusatz von Kochsalzlösung eine Wirkung auf, in anderen erst nach einiger Zeit. Die Chromatinkörnchen verschwinden meist durch Quellung bis auf einige schwach lichtbrechende, welche nach ungefähr 3 Stunden manchmal ebenfalls unsichtbar waren. Die Nucleolen erfahren sofort nach Zusatz der Lösung eine Änderung und zwar quellen beide Arten. Sehr stark der große blasse Teil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen, weniger der chromatische Teil. Die Quellung verändert ihre Lichtbrechung allmählich, in anderen Keimbläschen sofort derart, daß sie nicht mehr zu sehen sind.

Neben diesen Keimbläschen, in welchen der Inhalt nach kurzer Zeit bis auf wenige Körnchen verschwunden war, fanden sich auch solche, in denen außer schwacher Quellung des großen blassen Teiles vom Hauptnucleolus und Zusammenlagern der Körnchen zu Inseln keine Änderung eintrat.

In einigen Keimbläschen der ersten Art waren nach 3—6 Stunden die Körnchen und Nucleolen (beide Arten) nur wenig verändert wieder erschienen. Dasselbe trat bei Konservierungen unter Deckglas nach ¼-stündiger Beeinflussung ein. Neben »Chromatinkörnchen« war dann noch eine feinkörnelig, rinnselige Ausfällung aus dem Kernsaft vorhanden. In manchen Keimbläschen fanden sich die Körnchen zu Inseln und Balken zusammengelagert. Bei Ausfällungen nach 6 und 24stündiger Einwirkung waren an den Chromatinkörnchen geringe Änderungen wahrzunehmen. Die Nucleolen werden dagegen von der Lösung stark angegriffen. Schon nach ½ Stunde erschienen bei der Konservierung in Keimbläschen, in welchen die Nucleolen unsichtbar waren, nur noch einige kleine stärker lichtbrechende Brocken als Reste wahrscheinlich des chromatischen Teiles vom Hauptnucleolus wieder (Fig. 54 Taf. XVI). Von dem achromatischen war noch eine Schale mit geringem Inhalt zu sehen; die Nebennucleolen konnten nicht mehr festgestellt werden. Bei Ausfällungen nach 3 und 24stündiger Einwirkung traten in diesen Keimbläschen ebenfalls kleine glänzende Brocken auf. Reste des achromatischen und der Nebennucleo-

len waren nicht mit Sicherheit nachzuweisen. In den anderen Keimbläschen, in denen die Nucleolen nicht völlig oder doch der große blasse Teil und die Nebennucleolen verschwunden waren, erschienen diese bei der Konservierung nur wenig verändert wieder, der stark lichtbrechende Teil in manchen Keimbläschen geschrumpft. Die Kernmembran war nach 24 Stunden noch vorhanden, wie bei der durch die Konservierungsflüssigkeit hervorgerufenen schwachen Schrumpfung der Keimbläschen zu sehen war.

In den Keimbläschen der Kontrollschnitte sind in den meisten schon nach $^1/_2$ Stunde alle Nucleolen verschwunden und ebenfalls nur noch ein paar chromatische Brocken als Reste wahrscheinlich der stark lichtbrechenden Teile vom Hauptnucleolus vorhanden, wie dies Fig. 52 Taf. XVI, ein nach $^1/_2$stündiger Einwirkung von Kochsalzlösung und Fig. 53 Taf. XVI, ein nach 3stündiger Beeinflussung konserviertes Keimbläschen zeigt. Die »Chromatinkörnchen« sind bis zu 3stündiger Beeinflussung anscheinend unverändert, nach 24 Stunden erscheinen sie zum Teil kleiner als im Normalen. Der Kernsaft ist in feinkörneligem Gerinnsel ausgefallen, das netzartig angeordnet ist.

IV. **Allgemeiner Teil.**

Aus den geschilderten Beobachtungen und Experimenten lassen sich in sehr vielseitiger Richtung Schlüsse über die Beschaffenheit der Kerne ziehen. Wir wollen hier nicht alle Erwägungen besprechen, zu denen jene benutzt werden können. Es sollen vielmehr nur die herausgegriffen werden, zu deren Aufhellung die Experimente eigentlich im wesentlichen angestellt wurden, und worin wir bereits zu sicheren oder wenigstens gut fundierten Resultaten gelangen können.

A. 1) Schon bei den Beobachtungen des Lebenden treten uns, wie wir oben gesehen haben, Besonderheiten entgegen, welche geeignet sind, unsere Vorstellungen über die Struktur der Kerne beträchtlich zu erweitern. Zunächst weisen die 4 untersuchten Kernarten wesentlichere Unterschiede voneinander auf, als man nach den üblichen Darstellungen erwarten sollte. So besitzen 2 der Kerntypen Arten von Inhaltskörpern, die den beiden anderen Typen augenscheinlich fehlen. Es sind dies zunächst die zahlreichen kleinen Körnchen, die manche Epithelkerne der Schwanzflosse von *Triton* regelmäßig erfüllen. Daß es sich tatsächlich um freie Körnchen handelt, geht, wie oben schon erwähnt wurde, aus der Brownschen Bewegung hervor, die diese Körperchen im Leben zeigen.

Wie wir gesehen haben, sind sie in fixierten Kernen ihrem Aussehen und ihrer achromatischen Färbung nach mit den von ALTMANN beschriebenen cyanophilen Körnern bzw. den Oxychromiolen HEIDENHAINS identisch. Es wäre also als ein Hauptresultat zu verzeichnen, daß solche »Oxychromiolen«, deren vitale Existenz vielfach bestritten ist und bisher als ganz unsicher zu bezeichnen war, im Leben sichtbar sein können.

In manchen Kernen der Schwanzflosse und in den Kernen der Kiemen wurden sie allerdings nicht gefunden, würden also darnach nicht ohne weiteres zu den wesentlichen Strukturteilen des Typus zu rechnen sein. Dies würde auch ihr ständiges Fehlen in anderen Typen begreiflich machen. Andererseits treten sie aber bei der Konservierung in allen Kernindividuen der Tritonlarve auf, auch in solchen, in denen sie im Leben unsichtbar waren; sie sind jedoch in einem Teil davon sämtlich kleiner wie in dem anderen, und wie in den lebenden. Es wäre deshalb zu erwägen, ob sie vielleicht wegen Kleinheit oder geringerer Lichtbrechungsfähigkeit nicht in allen im Leben gesehen werden können. Es erhebt sich aber zunächst die Frage, ob das ständige Auftreten der Körnchen in den konservierten Kernen nicht durch Fällungserscheinungen zu erklären wäre. Wir hätten dabei zwei streng geschiedene Möglichkeiten zu erörtern. Entweder wären alle, auch die vitalen Oxychromiolen als Produkte beginnender Fällung anzusehen. Sie müßten dann in allen Kernen, bei dauernder Lebendbeobachtung allmählich zum Vorschein kommen, bzw. sich vermehren, was aber, wie wir sahen, nicht der Fall ist. Oder man könnte die vitale Existenz von Chromiolen in einigen Kernen annehmen und das Bestehen der Körnelung in allen konservierten Kernen durch ein Hinzukommen von Ausfällungen aus der Grundsubstanz erklären. Da aber diese Ausfällungen auch bei denjenigen Kernen dazukommen würden, die vital Oxychromiolen enthalten, müßten unter den konservierten Kernen zwei Kategorien mehr oder minder scharf sich voneinander scheiden lassen: die einen mit 2 Arten von Körnchen, oder doch deutlich viel mehr Körnchen, als die anderen mit einer Art; d. h. solche mit Oxychromiolen + Ausfällung und solche mit Fällung allein. Dies ist aber ebenfalls nicht der Fall. Also ist es wohl richtiger, anzunehmen, daß die Oxychromiolen, oder deren Vorstufen überall vorkommen und nur in den einzelnen Kernen verschieden groß bzw. in verschiedenem Zustande vorhanden sind, so daß sie bei manchen Kernen erst durch die Konservierung sichtbar werden.

Anders scheint es mit dem Fehlen dieser Körnchen bei *Limnaea* zu stehen; denn hier stimmt das konservierte und lebende Bild immer überein. Der scharfe Gegensatz, der demnach zwischen dem konservierten Kernbild von *Triton* und *Limnaea* immer besteht, zwingt uns zu der Annahme,

daß sie bei *Limnaea* gänzlich fehlen. Es gibt also Kerntypen mit und solche ohne »Oxychromiolen«.

Eine dem Tritonkern ähnliche Körnelung haben wir dagegen in den Keimbläschen von *Unio* und *Anodonta* (Fig. 37a u. b Taf. XVI). Ob sie mit den Oxychromiolen aber wirklich identisch sind, bleibt ungewiß. Dafür würde sprechen, daß ihre Größe ungefähr dieselbe ist, und daß sie sich mit den üblichen Kernfarbstoffen nicht färben. Dagegen andererseits, daß sie sich den Reagentien gegenüber anders verhalten als die Oxychromiolen, worüber allerdings keine vollkommene Sicherheit zu erlangen war.

Lebende Kerne hat vor mir in letzter Zeit besonders Tellyesniczky (30) untersucht[1]), und zwar die des Darmepithels von *Triton*, die der Spermatogonien des Salamanders und die Riesenkerne der Spinndrüsenzellen von Raupen. Die Grundsubstanz aller dieser Kerne beschreibt er als wasserklar. In den Tritonepithelkernen und in den Kernen der Spermatogonien findet er entweder nur einige Nucleolen, oder »8—10 isolierte unregelmäßig geformte oft längliche Körperchen«, die er Caryosomen oder Nucleosomen nennt. Sie sind, wie hier gleich festgestellt sei, offenbar mit den von Flemming beschriebenen Netzknoten identisch. Da diese Bezeichnung Priorität besitzt, andererseits als Caryosomen sonst gewöhnlich mehr nucleolenartige basichromatisch färbbare Körperchen bezeichnet werden, so ist es wohl besser, an Flemmings Nomenklatur zunächst festzuhalten.

Von den Oxychromiolen findet er nichts. Betrachtet man aber seine Figuren, so zeigt sich ein auffälliger Unterschied zwischen solchen, deren Grundsubstanz er vollständig wasserklar zeichnet und anderen, bei denen sie eine Tönung erkennen läßt (s. seine Fig. 1, 2, 3 u. 11 auf Taf. XXIV); ob diese Tönung eine feine Körnelung darstellt, ist aus den Figuren nicht sicher zu entscheiden. Der Verfasser rechnet beide Arten zum gleichen Typus, und spricht sich über die Bedeutung der Tönung nirgends in seiner Beschreibung aus. Es ist aber danach gar nicht unwahrscheinlich, daß er Kerne mit und ohne Oxychromiolen vor sich gehabt hat. Bei den von ihm angewandten Vergrößerungen ist es aber in der Tat schwer möglich, Oxychromiolen als solche zu erkennen.

2) Auch hinsichtlich der Chromatinkörnchen unterscheiden sich die untersuchten Kerne erheblich. Der Limnaeakern zunächst enthält zahlreiche isolierte, durch stärkere Lichtbrechung scharf von der Umgebung

1) Beim Erscheinen der großen Arbeit von Runnström war vorliegende Niederschrift schon abgeschlossen (s. Anm. auf S. 285).

abgesetzte Körner, die nach Lage und Zahl den Chromogranula der konservierten und gefärbten Präparate entsprechen. Es kann keine Rede davon sein, daß es sich um die optisch stärker hervortretenden Durchschnitte eines chromatischen Kernnetzes handelt, wie nach Flemming vielfach angenommen wurde. Es läßt sich dies in Totalpräparaten schon durch die Mikrometerschraube feststellen und geht außerdem zwingend aus der Brownschen Bewegung hervor, in der ich die Körperchen gefunden habe.

Auch im Keimbläschen von *Unio* und *Anodonta* sind derartige Körner vorhanden, aus deren Färbung in fixierten Präparaten und ihrem Verhalten den Lösungsmitteln gegenüber hervorgeht, daß es hier ebenfalls Chromatinkörner sind. *Corethra* zeigt, wie dies auch früher schon von Carnoy erwähnt wurde, nur eine Schleife von bzw. mit Chromatingehalt.

In Tritonkernen sind nun ebenfalls, wie oben schon angedeutet wurde, derartige Körner, aber nur wenige vorhanden. Nach Flemmings Darstellung würde es sich, vor allem hier, nicht um Körner, sondern um optische Querschnitte eines chromatischen Kerngerüstes handeln — er findet sie auch lediglich im konservierten Präparat; die schon erwähnten Knoten dieses Gerüstes nur sind ihm lebend sichtbar. Das Gegenteil beweist hier ebenfalls wieder die Brownsche Bewegung der Körner, in der sie sich im Leben befinden. — Neben ihnen habe ich auch übereinstimmend mit Flemming die »Netzknoten« in den lebenden Kernen gefunden. Sie sind durchschnittlich etwas kleiner als im konservierten Bild.

Es scheint, daß die Körner substantiell nicht dasselbe wie die Netzknoten sind, wenigstens verhalten sie sich, wie wir gesehen haben, bei den Lösungsversuchen anders. In den Netzknoten aber finden sich manchmal auch einige Körner, die nur einen Teil von deren Masse einnehmen und, nach ihrer Färbung beurteilt, mit den freien Chromatinkörnern identisch sind. Im Leben konnte ich sie nicht sehen. Ob sich die Chromatinkörner etwa nur durch Dichtigkeit von den Netzknoten unterscheiden, bliebe zu erwägen.

Es würde demnach aber die Flemmingsche Ansicht, daß wir es in diesen Kernen nur mit einer Art chromatischer Substanz zu tun haben, nicht ohne weiteres zutreffen. Zu bedenken ist dabei, worauf hier noch aufmerksam zu machen ist, daß in absterbenden Kernen noch eine weitere chromatische Substanz vorkommt (Brüel [4] hat derartige Gebilde »pseudochromatische« genannt), die sicher von den anderen chromatischen Substanzen verschieden ist. Von einer Zusammensetzung der ganzen Masse der Netzknoten aus kleinsten Körnchen von Oxychromiolengröße, wie sie Heidenhain (16) beschreibt, habe ich nichts finden können. Meine

»Netzknotenkörner« haben damit nichts zu tun, wie aus ihrer Größenstufe hervorgeht.

3) Nicht ganz so sicher wie der Frage nach isolierten Körnern stehen wir der Gerüstfrage gegenüber. Bei *Limnaea* sahen wir zwar, daß sie kein chromatisches Gerüst besitzt. Aber ein vitales Liningerüst ohne kontinuierlichen chromatischen Belag, wie es ja oft angenommen wird und wie es sich in vielen Zeichnungen vom Konservierten vorfindet, wäre in Betracht zu ziehen. Wir haben S. 292 f. schon davon gesprochen, daß in manchen Kernen perlschnurartige Anordnungen vorkommen, wobei gewöhnlich Körnchen hinter Körnchen liegt, daß aber von einer Verbindung der Körnchen untereinander nichts zu sehen ist, was freilich nichts gegen die Existenz einer solchen beweist. Wir kamen aber dort zu dem Schlusse, daß kaum das ganze Gerüst, wie es manche konservierten Kerne zeigen, vital präformiert sein kann, sondern höchstens einzelne Hauptstränge, die vielleicht als Verdichtungen der Grundsubstanz anzusehen wären; die freie Beweglichkeit der großen Mehrzahl der Körnchen beweist es. Außerdem zeigen auch hierin die Kernindividuen starke Unterschiede. Wieweit dies mit dem physiologischen Zustand zusammenhängt, bleibe hier unerörtert.

In den Epithelkernen von *Triton* könnten die kurzen Ausläufer der Netzknoten, die zuweilen in den lebenden Kernen sichtbar sind, mit Flemming als Teile eines Gerüstes gedeutet werden. Dafür sprechen würde das konservierte Kernbild, wie es vor allem Flemming beschrieben hat. Ein Grund dagegen wäre einmal die Verschiedenartigkeit der Netzwerke in den einzelnen konservierten Kernen und das vollständige Fehlen eines Gerüstes nach Anwendung mancher Konservierungsflüssigkeiten, wie dies oben (S. 311) genauer ausgeführt wurde. Dann spricht auch hier die Brownsche Bewegung der kleineren Körnchen im Leben dagegen.

Bei *Unio* und *Anodonta* schließt die starke und allseitige Bewegung der Granula um vieles sicherer ein Gerüstwerk gänzlich aus. Außerdem kann man besonders hier die sehr große Verschiedenartigkeit im Aussehen der Gerüste des konservierten Keimbläschens, die in den Fig. 38 bis 40 (Taf. XVI vgl. auch Textfig. 12) deutlich hervortritt, gegen die Existenz eines solchen anführen. Beim Ausströmen des Kerninhaltes nach Anstechen der Keimbläschen kommt weder in der herausströmenden Flüssigkeit, noch in der zurückbleibenden Kernmembran etwas von Fadenwerken zum Vorschein. Somit dürfte das Vorhandensein eines Gerüstes bei diesen Keimbläschen mit Bestimmtheit zu leugnen sein, während bei den anderen Kernen die Frage immerhin noch mehr oder minder offen bleibt.

4) Über die Grundsubstanz der verschiedenen Kerne und darüber, ob eine Membran vorliegt, läßt sich nur bei *Unio* und *Anodonta* schon nach der Lebendbeobachtung allein etwas Sicheres aussagen. Wie gezeigt wurde, quillt der Inhalt nach dem Anstechen der Keimbläschen heraus und es bleibt eine deutliche Membran in Gestalt eines feinen Häutchens, das sich meist faltet, übrig. Wir haben es also hier mit einer festen Membran und einem flüssigen Inhalte zu tun. Daß ein flüssiger Inhalt vorliegt, ging auch schon aus der Brownschen Bewegung der Körnchen hervor.

Bei allen anderen Kerntypen wird ebenfalls durch das Auftreten von Brownscher Bewegung in manchen Kernindividuen Gewähr geleistet, daß bei ihnen eine flüssige Grundsubstanz mindestens zeitweise vorkommt. Daraus lassen sich umgekehrt Schlüsse auf die Beschaffenheit ihrer Oberflächenschicht ziehen. Da aber zu diesen Folgerungen auch die Ergebnisse der Lösungsversuche heranzuziehen sind, sollen sie gemeinsam mit diesen besprochen werden.

B. Weiteres über die Strukturteile der Kerne erfahren wir durch die Lösungsversuche und durch ihren Vergleich mit dem am Lebenden gewonnenen.

1) In erster Linie ist es die Oberflächenbeschaffenheit der Kerne, für die die Versuche zunächst Resultate ergeben; und umgekehrt ist ihre Kenntnis für die Beurteilung der Versuchswirkungen im Innern von Wichtigkeit. Das Keimbläschen von *Unio* hat, wie wir gesehen haben, eine Membran, d. h. ein festes nach außen und innen scharf begrenztes Häutchen, das nach Anstechen des Kernes isoliert werden kann. Auf die gleiche Art hat Brüel (4) ein solches beständiges Gebilde schon bei Dytiscuseiern konstatiert. Eine äußerst feine Membran, gleich einer Gelatinemembran, beschreibt Marcus (24) bei Asteriasei, die manchmal vor der Reifeteilung platzt und dann als zerknitterter hyaliner Schleier im Protoplasma liegt, um nach kurzer Zeit zu verschwinden. Bei unserem Objekt tritt nach dem Anstechen eine solche Lösung nicht ein, die Membran bleibt vielmehr im Plasma erhalten. Sogar gegen unsere Lösungsmittel ist sie, wie wir sehen werden, ziemlich widerstandsfähig.

Hinsichtlich des Eindringens der Reagentien sind Verschiedenheiten in ihrem Verhalten zu verzeichnen. Ein Teil der Keimbläschen läßt dieselben spezifischen Wirkungsarten der Reagentien im Kerninnern erkennen, wie sie auch bei den anderen Kernarten auftreten. Diese Art Keimbläschen quellen höchstens etwas, oder aber es erfolgt keine Veränderung des Volums. Nur in 10%igem Natrium-

carbonat und in konzentrierter Salzsäure schrumpfen solche sofort nach Zufließen der Lösung ein wenig.

Ein anderer Teil der Keimbläschen läßt keine spezifische Wirkung erkennen, sondern nur schwache atypische Veränderungen an den Strukturteilen, ähnlich wie sie destilliertes Wasser zuweilen liefert. Meist behalten diese Keimbläschen ihre ursprüngliche Größe bei; nur in destilliertem Wasser erfahren sie bald eine schwache Quellung, bald werden sie etwas kleiner.

Zweifellos hängen derartige Verschiedenheiten mit Verhältnissen in der Membran zusammen, und zwar würden dabei zwei Hauptmöglichkeiten in Betracht kommen. Einmal könnte die ganze Membran zeitweilig einem Verschwinden und Neuentstehen unterliegen; dem widerspricht, daß sie bei allen Anstichversuchen stets gefunden wurde. Es scheint somit eher ein Wechsel in ihrer Durchlässigkeit die Unterschiede hervorzurufen.

Die geschilderten Vorgänge wären dann so zu deuten, daß im ersten Falle die Reagentien eingedrungen sind und in manchen Kernen außer der Quellung der Inhaltskörper eine ebensolche der Grundsubstanz hervorgerufen haben. Denn die Quellung kann keinesfalls als eine osmotische gedeutet werden, da ja das Eindringen aller Reagentien, besonders grade auch von NaCl zeigt, daß die Membran nicht den Charakter einer für anorganische Salze der Zellflüssigkeit semipermeablen hat; überdies aber die Konzentration bei dem gewählten hohen Salzgehalt der Lösungen ja innen geringer sein würde, wie außen[1]). Das Eindringen seinerseits scheinen die erwähnten Lösungswirkungen an den Strukturteilen (Nucleolen!) zu beweisen.

Freilich wäre es auch denkbar, daß die Reagentien, ohne einzudringen, durch Änderungen physikalischer oder chemischer Natur nur an der Oberfläche das Anfangsglied einer Kette von Wirkungen schaffen, die sich von hier ins Innere fortsetzen. Aber auch dann wäre ein Wechsel der Oberflächenbeschaffenheit anzunehmen, da die Wirkung auf die Strukturteile so verschieden ist. Doch ist diese ganze Annahme der indirekten Wirkung sehr unwahrscheinlich, weil 10%ige Kochsalzlösung als hypertonisch bei Semipermeabilität der Membran eine Schrumpfung erzeugen müßte. Eine solche tritt aber nicht ein (auch bei *Limnaea* und *Triton* übrigens nicht).

Die sofortige oder allmähliche Schrumpfung bei einigen anderen

[1]) Über etwa von Eiweißkörpern u. dgl. im Kern herrührende osmotische Drucke siehe unten.

Reagentien und bei den Kernen mit nicht durchlässiger Membran (II. Fall) wäre, da auch destilliertes Wasser sie manchmal verursacht, als eine Kontraktion der durch die Reagentien gereizten Rindenschicht verbunden mit einer Wasserausstoßung zu deuten; wirklich wird dabei in manchen Fällen sicher das Innere fest, wie z. B. aus Keimbläschen in 5%igem Ammoniak, wenn dieses ohne spezifische Lösungswirkung bleibt, der Inhalt nach Zerstechen nicht mehr ausfließt. Es könnte daran gedacht werden, daß die Unterschiede mit dem Lebenszustand der Rindenschicht zusammenhängen; daß also diese an manchen Kernindividuen durch bestimmte Reagentien verschieden rasch getötet wird, aber auch oft spontan schon nach Isolation der Zelle abstirbt.

Was die anderen Kerne anlangt, so herrschen bei *Triton* einigermaßen klare Verhältnisse. Wie es schon Flemming bekannt war, finden sich hier Einbuchtungen und tiefe Falten in der Oberfläche der Kerne. Es beweist dies, wie Brüel schon ausgeführt hat, daß entweder die Grundsubstanz von fester Beschaffenheit ist, oder daß eine feste Membran vorliegt, die den Kernen diese Formen aufprägt (oder beides). Marcus, der die Grundsubstanz der Kerne als hauptsächlich flüssig annimmt, ohne dafür einen besonderen Beweis zu haben, hat schon geschlossen, daß gelappte und verästelte Kerne für das Vorhandensein einer Membran sprechen. Es ist mir nun aber gelungen, den Beweis für eine flüssige Beschaffenheit der Grundsubstanz bei *Triton* zu führen, durch die Beobachtung von Brownscher Bewegung an den Oxychromiolen und Chromogranula des lebenden Kernes. Da die Bewegung bekanntlich nur in einer Flüssigkeit stattfinden kann, müssen die Kerne eine Membran haben, wobei aber nicht gesagt sein soll, daß alle Kernindividuen sie ständig haben müssen.

Zu indirekten Schlüssen für die Limnaeakerne läßt sich vielleicht die Anfangsreaktion verwenden. Nach Zufließen von sämtlichen Reagentien trat, wie oben schon ausgeführt wurde, an ihnen eine Zusammenziehung auf, die wenige Sekunden dauerte und dann wieder zurückging. Bei *Triton* habe ich diese Zuckungen nur nach Zusatz von konzentrierter Salzsäure und bei den Keimbläschen überhaupt nicht beobachtet. Man könnte dabei zunächst vielleicht an osmotische Wirkungen denken, doch wird dies einmal dadurch ausgeschlossen, daß die Erscheinung auch in destilliertem Wasser zustande kommt, worin auf osmotischem Wege nur eine Quellung möglich wäre (s. weiter unten), und dann spricht auch die Geschwindigkeit, mit der der Vorgang erfolgt und zurückgeht, dagegen. Es ist wohl sicher eine »vitale« Kontraktion, über deren Entstehungsursache wir nichts Näheres angeben können. Wenn man nun die

Zuckungen der Tritonkerne in Salzsäure beiseite läßt, so kann man sagen, daß die Kerne mit (durch andere Gründe) sicher festgestellter Membran sie im allgemeinen nicht zeigen, wohl aber die anderen. Daraus würde sich der Schluß nahelegen, daß bei *Limnaea* keine Membran vorhanden ist; doch wäre es, nach dem gleich Folgenden, vielleicht richtiger zu sagen, daß die Oberflächenschicht der Speicheldrüsenkerne eine weichere Beschaffenheit hat, und in ihren Reaktionen dem Cytoplasma ähnlicher ist, als die erstarrtere von *Anodonta*, die ein festes Niederschlagshäutchen bildet.

Die Membran der Keimbläschen löst sich nun aber, wie sich aus nachträglich konservierten und gefärbten Kernbildern und zum Teil aus der Lebendbeobachtung ergibt, in konzentrierter Salzsäure nach ungefähr 1 Stunde, in 5%igem Ammoniak nach $^1/_2$ Stunde und in 10%igem Natriumcarbonat nach deren etwa 3. Die der Epithelkerne von *Triton* schwindet in Salzsäure nach etwa 1 Stunde (bei den Kernen der Kiemenblättchen tritt dies schon früher ein), in 5%igem Ammoniak nach $^1/_2$ Stunde (dabei kann der Kerninhalt herausquellen [s. oben S. 316]); eine Lösung in 10%igem Natriumcarbonat (nach ungefähr 6 Stunden) konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Es zeigen aber die Kerne von *Limnaea* nach Einwirkung derselben Reagentien auch ein zerflossenes Aussehen und zwar in Ammoniak nach 6 Stunden, in Natriumcarbonat ebenfalls nach ungefähr 6 Stunden und in konzentrierter Salzsäure nach 3 Stunden. Während am normalen konservierten Kern eine Membran zu sehen ist, fehlt sie in diesen Fällen an dem nach den Versuchen konservierten und gefärbten Präparat grade wie bei *Triton* und *Anodonta*. Daraus folgt aber doch indirekt die Existenz einer zum mindesten verdichteten Oberflächenschicht auch am lebenden Limnaeakern.

2) Die Grundsubstanz der Keimbläschen von *Unio* und *Anodonta* ist, wie gezeigt wurde, im Leben in flüssigem Zustand. Es würde dies auch mit ähnlichen Beobachtungen z. B. denen von Albrecht (1) am Seeigelei übereinstimmen.

Da in den meisten normalen lebenden Kernen von *Limnaea* und *Triton* an den Granula Brownsche Bewegung wahrzunehmen ist, liegt offenbar häufig eine flüssige Grundsubstanz vor. Für *Triton* ist dies schon bei Besprechung der Membranverhältnisse klargelegt worden. Bei *Limnaea* konnte verschieden starke Bewegung der Körnchen festgestellt werden (s. S. 294); es ist demnach der Grad der Viscosität verschieden.

Wie oben schon kurz angedeutet wurde, erzeugen die eindringenden Reagentien, aber auch Wasser, vielfach eine Quellung der Kerne. Viele Autoren, in jüngster Zeit z. B. Gelei (12) glauben an eine osmotische

Natur der Quellungen. Dieser Autor fand, daß die Kerne der Ovogonien, Ovocyten und Dotterzellen von *Dendrocoelum lact.* anschwellen, wenn die Körperflüssigkeit mit Wasser verdünnt war. Er nimmt deshalb an, daß die Quellungen durch hypertonische Lösungen im Kerninnern hervorgerufen werden. Dies ist sicher nicht richtig; denn wir sehen bei unseren Kernen, daß Quellungen auftreten können, obgleich sich außen starke hypertonische Lösungen befinden; auch wenn im Innern wirksame Substanzen frei würden, könnte es unmöglich in solcher Konzentration sein, daß der äußere Überdruck kompensiert würde. Dazu ist es nach Macallum (23) zu bezweifeln, daß Salze im Kern enthalten sind, auch in Bindung nicht. Andererseits sehen wir, wie eben besprochen, aus den Veränderungen im Kerninnern, daß bei unseren Objekten Salzlösungen eindringen, so daß Salze, wenn solche im Kern wären, auch voraussichtlich nach außen gelangen könnten. Es könnten also durch sie keine dauernden osmotischen Drucke hervorgerufen werden. Wir könnten nur allenfalls annehmen, daß andere Inhaltsstoffe, für die die Membran semipermeabel wäre, die Drucke ausübten. Dem widerspricht aber die Tatsache, daß kolloidale Substanzen, die wohl allein in Frage kämen, sehr geringe osmotische Drucke entwickeln, so gering, daß man früher ihnen überhaupt keine Wirksamkeit zuschrieb. Ganz unwahrscheinlich wird es aber, daß die Quellung auf osmotischen Wirkungen der Kolloide beruht, durch die Nichtquellung der Kerne in Ringerschem Gemisch, die ich konstatieren konnte. Es ist fast sicher, daß dieses eindringen kann, wie wir es denn u. a. für Kochsalz allein an einem Teil der Kerne selbst festgestellt haben. Würde Ringer aber doch nicht eindringen, wäre also die Membran dafür semipermeabel, so müßte der Kern, (wie die Zelle), da er nicht quillt noch schrumpft, entweder eine Flüssigkeit von derselben Zusammensetzung enthalten, was nach Macallum unwahrscheinlich ist; oder die kolloiden Substanzen allein müßten dem osmotischen Druck des »Ringer« das Gleichgewicht halten, was nicht möglich ist. Im ersten Falle aber, und ebenso im Falle des an sich viel wahrscheinlicheren Eindringens von Ringerlösung müßte der Druck der supponierten kolloidalen Substanzen, indem er sich dem des Ringerschen (oder ihm isotonischen) Gemisches im Innern hinzuaddiert, zu einer Quellung führen, was eben nicht der Fall ist.

Da also keinerlei Art von osmotischer Wirkung vorliegen kann[1]), würde, soweit ich sehe, in erster Linie eine Gelquellung in Betracht kommen. Nun glaubten wir aber zeigen zu können, daß die Grundsubstanz der

---

[1]) Wo eine solche bei geschädigten Limnaeakernen zustande kommt, erzeugt sie die S. 295 geschilderten Blasen.

Kerne im Naturzustand flüssig ist, für die der Keimbläschen ist es jedenfalls sicher. Man müßte also daran denken, daß quellbare Teilchen, die in der Grundsubstanz vorhanden sind, den Kern durch Wasseraufsaugung quellen lassen, oder daß die Reagentien die Flüssigkeit erst ganz oder teilweise gelatinieren und dann die Quellung hervorrufen.

Mit letzterem würde aber die Beobachtung an manchen Limnaeakernen, bei denen nach Zusatz von destilliertem Wasser nach mehreren Stunden eine Steigerung der Brownschen Bewegung der Körnchen auftritt (die Grundsubstanz wird also flüssiger), nicht übereinstimmen. Auch nach Beeinflussung mit Natriumcarbonat bleibt in manchen Speicheldrüsenkernen ein flüssiger Charakter der Grundsubstanz bestehen, da noch Brownsche Bewegung sichtbar war. Ebenso schwammen bei einem Teil der Tritonkerne nach Wasserwirkung die noch sichtbaren Körnchen und Nucleolenreste im Kerninnern frei umher, wenn die Zellen durch die Wimperbewegung der Kiemen z. B. in Rotation versetzt wurden. In einer Anzahl von Tritonkernen fanden sich nach Einwirkung von konzentrierter Salzsäure und 10%igem Natriumcarbonat die wenigen Körnchen, die eine Zeitlang noch zu sehen waren, ebenfalls in Brownscher Bewegung. Auch bleibt in den Keimbläschen bei spezifischer Wirkung der Reagentien sehr wahrscheinlich ein flüssiger Charakter des Ganzen bestehen. Gegen eine allgemeine Gelatinierung der Grundsubstanz nach Reagentienzusatz spricht ferner, daß, wie wir später sehen werden, Nucleolar- und Netzknotensubstanz, also kolloide Stoffe, in gelöstem Zustand durch die Grundsubstanz diffundieren kann; und endlich, daß Kerne, z. B. in Ammoniak, gleich nach der Quellung zerfließen können.

Manches läßt sich hingegen zugunsten von Entmischungen in der Grundsubstanz aufführen. So die Bilder eines Teiles der Keimbläschen nach Beeinflussung mit destilliertem Wasser, 10%iger Kochsalzlösung, oder konzentrierter Salzsäure, wo in demselben Kernindividuum neben freien Körnchen, die sich in lebhafter Bewegung befinden, solche vorhanden sind, die sich nicht bewegen und zu Inseln und breiten Strängen zusammengelagert sind. In manchen Kernen von *Limnaea* treten im frischen Zustand Falten oder Waben auf, und zwar bei *Limnaea* nach 24stündiger Einwirkung von 10%igem Natriumcarbonat und schon nach kurzer Beeinflussung mit 10%iger Kochsalzlösung. In den Tritonkernen ebenfalls nach kurzer Einwirkung von Natriumcarbonat und Kochsalzlösung.

Es wird dabei offenbar eine quellbare Phase von einer flüssigen geschieden, in der Brownsche Bewegung weitergehen kann, ev. etwas lebhafter als im Normalen, wie z. B. bei den oben erwähnten Keimbläschen

nach Wasserbehandlung. Auch folgendes unterstützt diese Anschauung: Bei sehr vielen Kernen von *Corethra* und *Triton* fand bei Einwirkung von konzentrierter Salzsäure nach ungefähr 10—15 Minuten eine Schrumpfung statt, ebenso bei manchen Kernen von *Limnaea* nach ungefähr 6stündiger Beeinflussung mit 5%igem Ammoniak. Offenbar entschwindet die flüssige Phase nach außen; und zwar tritt dies anscheinend nach der Lösung der Membran ein, die, wie wir oben gesehen haben, nach diesen Zeiten nicht mehr vorhanden ist.

Für eine (so eingeschränkte) Beteiligung von Gelquellungserscheinungen an dem Phänomen würde aber nun sprechen, daß wenigstens bei den Kernen von *Limnaea* nach Zusatz von Kochsalzlösung keine Quellung auftrat, wie denn Gelatine z. B. von Neutralsalzen geschrumpft, nur von Säuren und Laugen geschwellt wird; und ferner, daß die Konservierungsschrumpfung nach vorherigem (weil quellungsminderndem) Auswaschen der Salzsäure geringer war (s. oben S. 300).

Aber eine solche Trennung von fester und flüssiger Phase kann doch nicht überall angenommen werden. In manchen Limnaeakernen z. B. hört nach 24stündiger Wasserwirkung die Körnchenbewegung auf (s. oben S. 298), dasselbe ist bei manchen Keimbläschen ebenfalls nach 24stündiger Wasserwirkung (s. oben S. 323) und bei den Körnchen der Keimbläschen, die nach Beeinflussung mit Salzsäure in Inseln oder Strängen zusammenliegen, der Fall (s. oben S. 325). Manche Kerne werden also durch die ganze Masse hin fest, sei es durch das Reagenz oder durch Absterben. Auch wo Entmischung zu sehen ist, z. B. wabenartige Bilder in Triton- und Limnaeakernen nach Einwirkung von NaCl- und Sodalösung, ist es nicht ohne weiteres sicher, ob nicht beide Phasen (oder nur die Wabenwände) sogleich festen Charakter gehabt haben.

Es wäre aber doch als ein schon ziemlich gesichertes vorläufiges Ergebnis dieser Erwägungen soviel anzusehen, daß Reagentienwirkung zu Entmischungen, und zwar zu Gemengen mit mehr oder minder flüssigen Phasen, führen kann, was die gefundenen Phänomene erklären würde; daß aber der normale Zustand des Kernsaftes bei unseren drei Kerntypen im ganzen flüssig, doch von variabler Viscosität genannt werden kann.

3) Die Chromatinkörnchen der Speicheldrüsenkerne von *Limnaea* quellen in destilliertem Wasser und verschwinden in einigen Kernen ganz, in anderen bleiben noch wenige schwach lichtbrechende Körnchen einige Stunden sichtbar. Dasselbe ist auch in den Kernen der Malpighischen Gefäße der Corethralarve mit den chromatischen Teilen des Kernfadens und mit den Chromogranula der Keimbläschen von *Unio* und *Anodonta* der Fall. In den Epithelkernen der Schwanzflosse und der

Kiemen von *Triton* quellen und verschwinden die Netzknoten und ebenso ein Teil der Chromatinkörner, in manchen Kernen quellen dagegen einige wenige (ungefähr 2—6) nicht, sondern bleiben noch ziemlich stark lichtbrechend mitunter bis zu 24 Stunden sichtbar.

In allen Fällen erscheinen aber die Chromatinkörnchen nach der Konservierung wieder. Bei *Limnaea* und *Triton* finden sich nach der Konservierung kleinere Körnchen, ob dies aber bedeutet, daß ein Teil ihrer Substanz wegdiffundiert ist, oder daß sie durch die Konservierungsflüssigkeit geschrumpft, oder aber ob es hinzukommende Konservierungsartefakte sind, ist eine Frage, die nicht entschieden werden kann.

Ein sicherer wichtiger Befund ist aber, daß sich die Netzknoten anders verhalten als die Chromatinkörner. In manchen Kernen waren sie schon nach 1stündiger Einwirkung von Wasser weggelöst, in anderen fanden sich (nach der Konservierung) nur noch Reste davon, die zuweilen nach 24 Stunden noch zu sehen waren. Ihre Substanz kann demnach im Kerninnern diffundieren, und da sie nach der üblichen Annahme zum Teil mindestens aus Nucleoproteiden zusammengesetzt sind, wäre dann für diese eine Diffusion im Kernsaft festgestellt. Ob sie aber durch die Membran gehen, ist eine andere Frage; ihre Substanz könnte in den nach der Konservierung im Kerninnern hinzugekommenen Körnchen vorliegen. Bei den in alter Größe wiedererschienenen Chromogranula ist anzunehmen, wie dies auch ZACHARIAS (39) und CARNOY (5) tun, daß sie nur gequollen waren, da sie sich bei völliger Lösung von ihrem Ort wohl hätten entfernen können, wie wir dies ja für die Netzknotensubstanz gesehen haben, und da eine Ausfällung jedesmal in der alten Größe unter den verschiedensten Bedingungen nicht sehr wahrscheinlich ist. Die Oxychromiolen des Tritonkernes wurden von destilliertem Wasser nicht angegriffen.

Konzentrierte Salzsäure läßt das Chromatin aller 4 Kernarten quellen und verschwinden, und zwar geschieht dies bei *Limnaea* und *Corethra* sofort, während bei *Triton* und *Unio* zuweilen noch Körnchen sichtbar bleiben, die aber nach längerer Zeit ebenfalls verschwunden waren. Die Oxychromiolen werden ungefähr 5 Minuten nach Zusatz der Säure unsichtbar. Nach der Konservierung der verschieden lang behandelten Kerne wurde festgestellt, daß sich die Chromatinkörnchen der Speicheldrüsenkerne von *Limnaea* vermehrt hatten, und zwar sind sie dann verschieden groß. Daraus folgere ich, daß sie sich zum Teil gelöst haben und in die Grundsubstanz diffundiert sind. Da nach 3stündiger Säurewirkung immer noch Größenunterschiede an den Chromatinkörnchen vorkommen, ist es möglich, daß nicht alle vollständig gelöst werden. In den Gefäß-

kernen der Corethralarve zeigen sich nach $^1/_2$stündiger Beeinflussung Chromatinkörnchen, die kleiner sind als die normalen Fadenabschnitte. Ob eine Lösung und Diffusion eingetreten war, konnte hier wegen dem Herausquellen des Gefäßinhaltes nach $^1/_2$ Stunde nicht sicher festgestellt werden. Die Netzknoten der Epithelkerne gehen unter Quellung in Lösung über bereits nach ungefähr $^1/_4$stündiger Beeinflussung mit Salzsäure, die der Epithelkerne der Kiemen schon nach 10 Minuten; denn bei der Konservierung nach den genannten Zeiten ist von ihnen nichts mehr festzustellen. Die oben beschriebenen anscheinend widerstandsfähigeren wenigen Chromatinkörnchen treten bei der Konservierung nach $^1/_4$stündiger Einwirkung noch auf, bei späteren Ausfällungen sind sie dagegen ebenso wie die Netzknoten vollständig aus dem Kerne verschwunden. Die Kernbilder zeigen dabei, daß eine Membran nicht mehr vorhanden ist (s. Fig. 30 Taf. XV). Es ist dies also der beste Beweis, daß die Chromogranula durch die Grundsubstanz in Salzsäure diffundieren. Soweit festgestellt wurde, gehen auch die Oxychromiolen des Tritonkernes unter Quellung in Lösung über und diffundieren nach außen. Die Chromatinkörnchen der Keimbläschen zeigen nach 3stündiger Beeinflussung Größenunterschiede. Eine Diffusion durch die Grundsubstanz findet auch hier statt.

In 5%igem Ammoniak quellen die Chromatinkörnchen und verschwinden fürs Auge, nach kürzerer oder längerer Zeit in allen Kernarten, ebenso die Netzknoten und Oxychromiolen der Epithelkerne. Erst nach 24stündiger Einwirkung scheinen sich die Chromatinkörnchen von *Limnaea* aber zum Teil gelöst zu haben, eine Diffusion nach außen hat bis zu dieser Zeit nicht stattgefunden. Bei *Triton* erscheinen nach $^1/_4$ Stunde bei der Konservierung Oxychromiolen, Netzknotenreste und Körnchen wieder, die gegenüber den normalen keine Änderung aufweisen. Später treten nur noch Körnchen beim Konservieren auf, die Netzknoten haben sich demnach zum größten Teil oder vollständig gelöst. Dasselbe kann bei manchen Chromatinkörnchen der Fall gewesen sein, da sie kleiner als im normalen sind. Auch bei den Chromogranula des Keimbläschens treten nach 1—2stündiger Beeinflussung verstärkte Größenunterschiede auf. Die Körnchen verlassen, wie aus den konservierten Kernbildern hervorgeht, nach Lösung der Membran mit dem übrigen Kerninhalt allmählich das Keimbläschen.

10%iges Natriumcarbonat läßt die Chromatinkörnchen der drei Kernarten ebenfalls quellen und ebenso die Netzknoten der Tritonkerne, doch nicht in dem Maße wie 5%iger Ammoniak, da nicht alle Körnchen verschwinden, sondern häufig noch mehrere schwach lichtbrechend sichtbar sind. Wieweit es sich bei den nach der Konservierung erscheinenden

kleineren chromatischen Körnchen um Reste oder Fällungen nach der Lösung handelt, ließ sich nicht ausmachen. Nach 1stündiger Beeinflussung der Epithelkerne mit Natriumcarbonat sind die Netzknoten nach der Konservierung nicht mehr von den ausgefällten Chromogranula zu unterscheiden, sind also teilweise oder vollständig gelöst und ev. wieder in Granulaform ausgefällt worden. Die Oxychromiolen quellen nur schwach und werden nicht angegriffen.

In 10%iger Kochsalzlösung quillt das Chromatin aller 4 Kernarten und verschwindet bis auf einige Körnchen für das Auge vollständig. Während nun die Netzknoten schon nach 1stündiger Einwirkung nicht mehr von den Körnchen zu unterscheiden sind, also auch hier teilweise oder ganz gelöst wurden, ist eine wirkliche Lösung der Chromatinkörnchen, da sie nach Konservierung keine Veränderungen zeigen, wohl nicht eingetreten; oder die Diffusion wäre gänzlich unterbunden: was ebenso Substanzunterschiede anzeigen würde. Oxychromiolen wurden durch die Lösung nicht verändert.

Überblicken wir das eben Gesagte noch einmal, so tritt uns ein auffallend verschiedenes Verhalten der Netzknoten, Oxychromiolen und Chromogranula entgegen. Nach den Resultaten der durch Miescher (25) inaugurierten Untersuchungsreihen, nach denen die Nucleoproteide einen sehr beträchtlichen Prozentgehalt der Kerne ausmachen, wäre zu vermuten, daß die geformten Substanzen in ihrer Löslichkeit gleich wären, wie dies gewöhnlich auch von den Autoren geschildert wird. Wie wir oben gesehen haben, werden die Netzknoten durch die angewandten Reagentien zum Teil oder vollständig gelöst, während die Chromatinkörnchen weniger und die Oxychromiolen nicht (außer von Salzsäure) angegriffen werden.

Andererseits habe ich konstatiert, daß sich derselbe Strukturteil in ein und derselben Kernart verschieden verhalten kann. Auch für die gleichbenannten Dinge verschiedener Kerne finden sich Unterschiede (Chromogranula). Mit den Angaben der Autoren (Schwarz, 29; Zacharias, 39; Carnoy, 5) stimmen die Ergebnisse der Versuche also auch hierin nicht völlig überein, — wobei aber zu bedenken ist, daß jene konservierte Kerne benutzten. Es ist außerdem sehr wohl möglich, daß noch weitergehendere Unterschiede zwischen verschiedenen Objekten existieren, als sie meine Untersuchungen schon gezeigt haben. Es ließe sich zwar auch daran denken, daß die verschiedenen Lösungsmittel nur in ungleicher Konzentration in die einzelnen Kerntypen eindringen, also nur ein Durchlässigkeitsunterschied vorläge; doch haben sich beim langdauernden Versuch die Unterschiede bei meinen

Objekten nicht verwischt. Und andererseits treten sie auch in ein und demselben Kern wie gesagt auf, nicht nur zwischen Netzknoten und Körnern, sondern auch zwischen einzelnen Chromatinkörnern. Es ist jedoch sehr wohl denkbar, daß diese Unterschiede nur physikalischer Natur sind. Im übrigen stehen wir noch viel zu sehr am Anfang dieser Untersuchungsmethoden, als daß wir mehr darüber aussagen könnten.

4) Die Nucleolen der Speicheldrüsenkerne von *Limnaea*, der Gefäßkerne von *Corethra* und der Epithelkerne von *Triton* quellen in destilliertem Wasser zunächst wenig, meist bleiben sie noch schwach lichtbrechend sichtbar. Der große blasse Teil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen des Keimbläschens von *Unio* und *Anodonta* quellen ziemlich stark, während der kleine glänzende Teil des Hauptnucleolus etwas schrumpft. Lösung eines Teils tritt dann allmählich, besonders nach längerer Beeinflussung, bei den Nucleolen von *Limnaea*, *Corethra*, *Triton* und dem achromatischen Teile sowie den Nebennucleolen des Keimbläschens ein. Der chromatische Teil des Hauptnucleolus zeigt außer der oben beschriebenen Schrumpfung keine weitere Änderung. Bei den Epithelkernen von *Triton* trat ein deutlicher Unterschied zwischen den einzelnen Kernindividuen hinsichtlich der Veränderung der Nucleolen zutage. In einigen waren sie kaum oder garnicht angegriffen, selbst nach 24 Stunden nicht, in anderen dagegen zeigten sie mehr oder weniger starke Änderungen. Entweder waren sie dann ganz herausgelöst, so daß ein Loch in der Grundsubstanz sichtbar war, oder es war noch ein Restbrocken übrig. Die gelöste Nucleolarsubstanz kann demnach in der nicht von Reagentien geänderten Grundsubstanz diffundieren.

Konzentrierte Salzsäure läßt die Nucleolen von *Limnaea* und *Corethra* sofort, und beide Nucleolenarten von *Unio* und *Anodonta* bald nach Zusatz quellen und ganz oder teilweise für das Auge verschwinden. Die Nucleolen von *Triton* quellen ebenfalls und verschwinden völlig oder es bleiben anscheinend unquellbare Reste sichtbar, die mitunter nach 1stündiger Einwirkung der Säure noch vorhanden sind. Die Nucleolen von *Limnaea* lösen sich dabei allmählich in zweierlei Weise, einmal von innen heraus, so daß noch eine Begrenzung (Schale) bleibt, das andere Mal von außen. Ob im letzten Falle eine vollständige Lösung eintritt, bleibt ungewiß, da das Restkorn sich nicht mit Sicherheit von den Chromatinkörnern unterscheiden läßt. Ähnlich verhält es sich auch mit den Nucleolen bei *Triton*. Die Nucleolen der Gefäßkerne von *Corethra* sind bereits nach ungefähr $^1/_2$stündiger Einwirkung durch Konservierung nicht mehr nachzuweisen; die der Keimbläschen zeigen sich im konservierten Bild erst später verändert, zuerst der achromatische und die Neben-

nucleolen und dann auch der chromatische. Beide Arten werden allmählich vollständig weggelöst.

In 5%igem Ammoniak quellen die Nucleolen von *Limnaea* und *Triton* und beide Arten des Keimbläschens. Bei *Limnaea* ist schließlich meist noch ein unquellbarer Rest sichtbar oder es ist nur der leere Raum (ev. auch die Schale) noch erkennbar, in dem der Nucleolus gelegen hatte. Er hat sich also vollständig oder zum größten Teil gelöst. Auch die Nucleolen von *Triton* und die des Keimbläschens von *Unio* lösen sich allmählich. Der chromatische Teil des Hauptnucleolus scheint dabei von außen her abgebaut zu werden, während sich der achromatische von innen heraus löst.

10%iges Natriumcarbonat läßt die Nucleolen der 3 Kernarten ebenfalls quellen. Die von *Limnaea* verschwinden vollständig für das Auge, dagegen sind die der beiden anderen Kernarten meist noch schwach lichtbrechend zu sehen. Völlige Lösung scheint bei den Nucleolen der Somazellen und bei dem chromatischen Teil des Hauptnucleolus vom Keimbläschen nicht eingetreten zu sein. Von letzterem ist nach 24stündiger Einwirkung noch eine Schale mit wenig Gerinnsel darin vorhanden und von den ersteren anscheinend noch Restkörner. Der achromatische Teil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen waren nach 24 Stunden nicht mehr festzustellen.

Auch in 10%iger Kochsalzlösung quellen die Nucleolen mehr oder weniger und verschwinden oder sind eben noch wahrzunehmen. Bei *Limnaea*, *Corethra* und *Triton* ist nach 24stündiger Beeinflussung entweder noch ein Restkorn oder eine Schale mit Gerinnsel im Innern vorhanden. Von dem chromatischen Nucleolus des Keimbläschens bleiben noch einige Brocken oder Körner, von dem achromatischen und den Nebennucleolen eine Schale zurück.

Eine Zusammenfassung des eben Gesagten ergibt, daß sich der frische Nucleolus allgemein anders verhält, als gewöhnlich angegeben wird. Nach den Feststellungen älterer Autoren (Zacharias, Carnoy) unterscheiden sich die Nucleolen der Gewebszellen von dem Chromatin durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen verdünnte Alkalien, starke Kochsalzlösung, konzentrierte Salzsäure und Wasser. Ich finde dagegen, daß bei genügend langer Wirkung der Reagentien der Nucleolus fast überall gelöst wird (s. oben). — Andererseits treten auch hier wieder Differenzen auf zwischen den Nucleolen verschiedener Kernindividuen desselben Tieres.

Wenn sich nun der echte Nucleolus vielfach mit Lösungsmitteln der Nucleoproteide löst, so scheint dies die Ansicht derjenigen Autoren zu

unterstützen, die ihm Chromatincharakter zuschreiben. In Wahrheit ist es ja auch möglich, daß der Nucleolus ähnliche Substanzen enthält; aber es hat sich andererseits gezeigt, daß gerade der sog. chromatische Nucleolus des Anodontaeies sich weniger leicht in Chromatinlösungsmitteln löst wie der andere. Und weiter findet man, daß die Nucleolarsubstanz in manchen Lösungsmitteln viel rascher ihren Platz verläßt und sich im Kerne ausbreitet, als wie es gerade für das typische Chromatin der Chromogranula gilt, ganz abgesehen davon, daß anscheinend für einen Teil dieser Körner in manchen Fällen überhaupt keine Ausbreitungsmöglichkeit gegeben ist. Da also die Nucleolarsubstanz in ihrer Diffusibilität von dem Chromatin durchschnittlich entschieden abweicht, und da andererseits gerade der achromatische Kernkörper in Quellung und Lösung dem Chromatin ähnlicher ist wie der chromatische, so ist mit der in dieser Arbeit gegebenen Abschwächung der Lösungsunterschiede zwischen Chromatin und Nucleolarsubstanz nichts festgestellt, was im Sinne eines Chromatincharakters der letzteren zu interpretieren wäre. Erst bei annähernd vollkommener Gleichheit in allen Kategorien von Lösungsmitteln ließe sich ein solcher Schluß rechtfertigen; vorläufig bleibt der Kreis von möglichen Substanzen ein ziemlich weiter. Sicher aber würde es nach meinen Versuchen unrichtig sein, chromatischen Nucleolen eine größere Chromatinähnlichkeit zuzuschreiben als achromatischen. Ist es doch auch bekannt, daß die basichromatische Färbung chemisch recht verschiedenartige Substanzen ergreifen kann.

Zusammenfassung.

Nur die wichtigsten, und zugleich gesichertsten Ergebnisse seien hier wiederholt:

1. Der lebende Speicheldrüsenkern von *Limnaea st.* enthält (außer Nucleolen) nur eine größere Anzahl unter sich gleicher und isolierter Körner in sehr wechselnder Anordnung. Vergleich mit dem konservierten und gefärbten Präparat kennzeichnet sie als Chromatinkörner (Chromogranula) (s. Fig. 2 Taf. XV, Textfig. 2).

2. Sie befinden sich in den meisten Kernen sämtlich oder größtenteils in Brownscher Bewegung, können also nicht einem Kerngerüst eingefügt sein. Reihenbildung in einem Teil der Kerne, stets nur einige der Körner betreffend und mit Verlust der Beweglichkeit verbunden, ist wahrscheinlich als Entmischungsbeginn zu deuten. Sicher sind die auch hier nach manchen Konservierungen erscheinenden geschlossenen Gerüste Artefakt.

3. Die lebendbeobachteten Epithelkerne der Tritonlarve zeigen außer den »Netzknoten« des chromatischen Gerüsts noch Chromatinkörner in geringer Anzahl, freiliegend, wie aus Brownscher Bewegung zu folgern — also nicht optische Querschnitte von Gerüstbalken (Flemming u. a.).

4. Ein Teil dieser Kerne enthält außerdem eine große Menge wesentlich kleinerer und schwächer lichtbrechender Körnchen; Konservierung macht es wahrscheinlich, daß sie überall vorhanden, nur wegen Größen- und Brechungsverhältnissen nicht stets am Lebenden zu sehen sind. Nach färberischen Eigenschaften entsprechen sie Altmanns cyanophilen Körnern bzw. Heidenhains Oxychromiolen. (Vgl. Fig. 22 Taf. XV, Textfig. 7.)

5. Im lebenden Keimbläschen von *Anodonta* und *Unio* findet man neben den Nucleolen gleichfalls freischwimmende Körner von verschiedenen Größenstufen; die größeren erweisen sich konserviert als deutlich basichromatisch.

6. Die Membran des lebenden Keimbläschens kann nach dessen Anstechen isoliert werden und ist ein resistentes (im Cytoplasma und Wasser) unlösliches Häutchen; die Grundsubstanz des Kerns (Kernsaft) stellt eine ziemlich leichtbewegliche Flüssigkeit dar.

7. Brownsche Bewegung der kleineren Körner in vielen *Triton*- und *Limnaea*kernen beweist auch für diese eine (mindestens zeitweise bestehende) Flüssigkeit der Grundsubstanz. Dies vorausgesetzt, lassen die dauernden und tiefen Oberflächeneinbuchtungen vieler *Triton*kerne den sicheren Schluß auf eine feste Membran zu. Über die weniger starre Oberflächenschicht bei *Limnaea* s. S. 338.

8. Diese Membranen sind für bestimmte Salzlösungen vielfach durchlässig; z. B. wird das Eindringen von Kochsalz und Soda in den Tritonkern durch »plasmolytische« Zusammendrängung des Kerninhalts (Grundsubstanz) erwiesen (Fig. 33 Taf. XVI, Textfig. 11a). Doch sind die Kerne hierin individuell verschieden; und ebenso generisch, wie denn z. B. dasselbe NaCl in Limnaeakerne wahrscheinlich nicht eindringt.

9. Längere Einwirkung von Ammoniak (oder auch Soda) löst die Kernmembranen; die Grundsubstanz (mit Chromatininhalt) mischt sich aber dann nicht stets mit dem Cytoplasma (Fig. 13, 30 Taf. XV, 48 Taf. XVI, Textfig. 4, 13b). Sie wird nämlich durch Chromatinlösungsmittel nicht stets dünnflüssiger, sondern vielfach hierin, auch in destilliertem Wasser, ganz oder zum Teil gelatiniert.

10. Die in manchen Reagentien, auch destilliertem Wasser, gewöhnliche Kernquellung beruht sicher nicht auf Osmose (s. S. 339), sondern wahrscheinlich auf Gelquellung, in Verbindung mit durch die Reagentien (bzw. Salzentziehung) bewirkte Entmischung einer festeren Phase (in

Ringerlösung. oder beim Limnaeakern in dem nicht eindringenden NaCl, bleibt beides aus!).

11. Chromatische Netzknoten, Chromatinkörner und »Oxychromiolen« verhalten sich den gewöhnlichen Lösungsmitteln für Nucleoproteide gegenüber verschieden. Die ersten werden von den benutzten leicht, die Oxychromiolen. außer von Salzsäure, gar nicht angegriffen. Die Chromatinkörner, in der Mitte stehend. zeigen unter sich häufig starke Verschiedenheiten im selben Kern, und ebenso zwischen den untersuchten Kernarten (doch kann das letzte — nur dieses — auf Diffusionsunterschieden beruhen).

12. Zirkulationsstörungen (O_2-Mangel?) lassen in vielen Tritonepithelkernen basichromatische Substanzen erscheinen, die allmählich sich weiter ausbreiten. Entstehungsart und Lichtbrechung im Leben charakterisieren sie als »pseudochromatisch«. Mit Albrechts Myelin sind sie aber auch nicht identisch.

13. Die »chromatischen« Nucleolen des *Anodonta*eies stehen in Löslichkeitsverhältnissen von dem eigentlichen Chromatin weiter ab wie die »echten« Kernkörper.

14. Im Gegensatz zu den älteren Erfahrungen am Konservierten lösen sich die echten Nucleolen bei längerer Einwirkung von konzentrierter Salzsäure, starker Kochsalz- und Sodalösung sowie Ammoniak auf den lebensfrischen Kern ganz oder zum größeren Teil auf. Abgesehen von der hierbei nirgends vorhandenen Übereinstimmung im einzelnen unterscheidet sie aber generell die viel größere Diffusionsfähigkeit ihrer gelösten Substanz im Kernsaft nach wie vor von den Chromatinkörpern.

Literaturverzeichnis.

1) Albrecht, Physik. Fragen der Zellpathologie II, der physik. Bau des Zellkerns. Ergebn. Path. Jg. 1, 1900.

2) Albrecht, Experimentelle Untersuchungen über die Kernmembran. Zieglers Beitr. zur pathol. Anat. 1903.

3) Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromat. Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

4) Brüel, L., Zelle und Zellteilung (zoologisch). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 10, 1914.

5) Carnoy, J. B. et Lebrun, H., La vesicule germanitive chez les Batraciens, I. La Cellule, Tome 12, 1897.

6) Cohnheim, O., Chemie der Eiweißkörper. 3. Aufl. Braunschweig 1911.

7) Flemming, W., Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkerns. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 13, 1876.

8) Flemming, W., Zur Kenntnis des Zellkerns. Centralbl. f. die med. Wissensch., Nr. 20, 1877.
9) Flemming, W., Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 16, 1879.
10) Flemming, W., Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.
11) Flemming, W., Über Unsichtbarkeit lebender Kernstrukturen. Anat. Anz., Bd. 7, 1892.
12) Gelei, J., Über die Ovogenese von Dendrocoelum lacteum. Arch. f. Zellforsch., Bd. 11, 1913.
13) Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig 1912.
14) Hertwig, O., Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morpholog. Jahrb., Bd. 4, 1878.
15) Kanitz, A., Biochemie der Zelle. Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere. 1909.
16) Kossel, A., Über die chemische Zusammensetzung der Zelle. Du Bois-Reymonds Arch. 1891.
17) List, Th., Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitt. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 12, 1896.
18) Macallum, A. E., Mikrochemie in der biologischen Forschung. Ref. Ergebn. Physiol., Bd. 7, 1908.
19) Marcus, Kernmembran. Sitzungsber. d. Gesellsch. für Morphol. u. Physiol., Bd. 23. München 1907.
20) Miescher, Fr., Histochemische u. physiologische Arbeiten. Leipzig, F. C. M. Vogel, 1897.
21) Montgomery, Th. H., Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the Nucleolus. Journ. of morphology, Vol. 15, 1898.
22) Obst, P., Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66, 1899.
23) Schwarz, Fr., Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beitr. z. Biol. der Pflanzen, Bd. 5. Breslau, 1887.
24) v. Tellyesniczky, K., Ruhekern u. Mitose. Untersuchungen über die Beschaffenheit des Ruhek. u. über den Ursprung u. das Schicksal des Kernfadens, mit besonderer Berücksichtigung der Wirkung der Fixierungsflüssigkeiten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 66, 1905.
25) Warburg, Über die Wirksamkeit der Strukturen auf die chemischen Vorgänge in Zellen. Jena 1913.
26) Zacharias, E., Über den Zellkern. Bot. Zeitung, 40. Jahrg., 1882.
27) Zacharias, E., Über Eiweiß, Nuklein und Plastin. Ibid. 1883.
28) Zacharias, E., Über den Nukleolus. Ibid. 1885.
29) Zacharias, E., Beiträge zur Kenntnis des Zellkernes und der Sexualzellen. Bot. Zeitung, 45. Jahrg., 1887.
30) Zacharias, E., Über einige mikrochemische Untersuchungsmethoden. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch., Bd. 14, 1896.
31) Zacharias, E., Über Nachweis u. Vorkommen von Nuklein. Ibid., Bd. 16, 1898.
32) Zacharias, E., Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progressus rei botanicae, Bd. 3, 1909.

Tafelerklärung.

Sämtliche Zeichnungen sind mit Zeichenapparat und Reichert-Apochromat 1,5 mm und den Kompens.-Ocul. 4 oder 6 oder 12 angefertigt. Abkürzungen: S. = Zeichnung nach Schnittpräparat, T. = Zeichnung nach Totalpräparat, Vergr. = Vergrößerung.

Tafel XV.

Fig. 1. Kern aus der Speicheldrüse von *Limnaea*, Vergr. 660.
a) gez. in den ersten 5 Minuten in Ringerschem Gemisch liegend,
b) derselbe Kern nach 24 Stunden (Deckglas umrandet).

Fig. 2 a—g. Normale Speicheldrüsenkerne von *Limn.* überlebend in Ringerschem Gemisch (nach sofort hergestellten Skizzen). 2g) Kern eines jungen Tieres. Vergr. 660.

Fig. 3. Zwei Ebenen eines normalen unter Deckglas konservierten (Zenker) ungefärbten Speicheldrüsenkernes von *Limn.* Vergr. 660.

Fig. 4. Normale, konservierte (Zenk.) und gefärbte (Häm. Del.) Speicheldrüsenkerne, a) Vergr. 2000; b) Vergr. 990.

Fig. 5. Zwei Speicheldrüsenkerne mit kuppelart. Vorwölbungen (»Blasen«). Vergr. 660.

Fig. 6. Speicheldrüsenkern v. *L.* nach einstündiger Beeinflussung mit destill. Wasser; konserv. (Zenker) u. gefärbt (Häm. Del.). S. Vergr. 990.

Fig. 7. Speicheldrüsenkern v. *L.* nach halbstündiger Behandlung mit konz. Salzsäure, konserv. (Zenk.) u. gefärbt (Häm. Del.). S. Vergr. 990.

Fig. 8. Speicheldrüsenkern v. *L.*
a) nach 24stündiger Behandlung mit 10%iger Kochsalzlösung,
b) derselbe Kern nach Konservierung mit 3%iger Essigsäure. T. Vergr. 660.

Fig. 9. Speicheldrüsenkern v. *L.* nach 3stündiger Behandlung mit 10%iger Kochsalzlösung, konserv. (Zenk.) u. gefärbt (Häm. Del.). S. Vergr. 2000.

Fig. 10. Speicheldrüsenkern v. *L.* nach 18stündiger Beeinflussung mit 1,5%iger Kochsalzlösung, frisch. (Körnchen etwas gequollen; näheres s. Text). T. Vergr. 660.

Fig. 11. Speicheldrüsenkern v. *L.* nach 1stündiger Beeinflussung mit 5%igem Ammoniak, konserv. (Alk. 96%) u. gefärbt (Häm. Del.). S. Vergr. 990.

Fig. 12. Speicheldrüsenkern v. *L.* nach 48stündiger Behandlung mit 5%igem Ammoniak, konserv. (Zenk.) u. gefärbt (Häm. Del.). S. Vergr. 660 (im Drüsenfollikel liegend).

Fig. 13. Speicheldrüsenkern v. *L.* nach 1stündiger Beeinflussung mit 10%igem Natriumcarbonat, konserv. (Alk. 96%) u. gefärbt (Häm. Del). S. Vergr. 990.

Fig. 14. Normaler, konservierter (Zenk.) und gefärbter (Häm. Del.) Kern aus den Malpighischen Gefäßen der Corethralarve. S. Vergr. 660.

Fig. 15. Normaler, konserv. (Zenk. warm) u. gefärbter (Häm. Del. u. Safranin) Kern aus den Malpigh. Gef. der Larve. S. Vergr. 990.

Fig. 16. Normaler, konserv. (Zenk.) u. gefärbter (Häm. Del.) Kern aus den Malpigh. Gef. d. L. (ein Teil der Zelle mitgezeichnet). T. Vergr. 660.

Fig. 17. Normaler, konserv. (Zenk.) u. gefärbter (Flemmingsche Färbung) Kern aus den Malpigh. Gef. d. C. T. Vergr. 660.

Fig. 18. Normaler, konserv. (Flemming stark) u. gefärbter (Flemmingsche Färbung) Kern aus d. M. G. d. C. S. Vergr. 660.

Fig. 19. Kern aus den Malpigh. Gef. nach $^3/_4$stündiger Beeinflussung mit 10%iger Kochsalzlösung, konserv. (Zenk.) u. gefärbt (Häm. Del.). T. Vergr. 660.

Fig. 20. Kern aus den Malpigh. Gef. nach 1stündiger Einwirkung von 10%iger Kochsalzlösung, konserv. (ZENK.) u. gefärbt (Safranin). S. Vergr. 660.

Fig. 21. Kern aus den Malpigh. Gef. nach $^1/_2$stündiger Beeinflussung mit konz. Salzsäure, kons. (ZENK.) u. gef. (Safranin). T. Vergr. 660.

Fig. 22. Normale Epithelkerne der Tritonlarve, a), b), c) und d) aus der Schwanzflosse, nach dem Leben; e) und f) aus den Kiemenblättchen, überlebend in RINGERschem Gemisch (nach sofort hergestellten Skizzen), a) mehrere Bildebenen eingetragen, b) und d) nur eine. T. Vergr. 990.

Fig. 23. a—h) Normale, kons. u. gefärbte Epithelkerne der Triton- und Salamanderlarve,
a) nach einem Totalpräparat der Schwanzfl. von *Triton* kons. (HERRMANNsche Flüssigk.) u. gefärbt (Häm. Del.).
b) nach einem Totalpräp. der Schwanzfl. v. *Trit.* kons. (ZENK.) u. gefärbt (Häm. Del.).
c) nach einem Schnittpräparat der Schwanzflosse von *Triton* (ZENK.; Häm. HEIDENH.),
d) nach einem Totalpräparat der Kieme von *Triton* (ZENK.; Häm. Del.),
e) nach einem Schnittpräp. der Kieme von *Trit.* (CARNOYsche Flüssigkeit; Häm. Del. u. Safranin),
f) nach einem Totalpräp. der Kieme von *Salamandra* (ZENK.; Häm. Del.),
g) nach einem Schnittpräp. der Kieme von *Salam.* (FLEMMING stark; FLEMMING Färbung),
h) nach einem Schnittpräp. der Schwanzfl. von *Trit.* (VOM RATHsches Gemisch; Häm. Del. u. Safranin). Vergr. 990.

Fig. 24. a—d) Pseudochromatische Brocken in Epithelkernen der *Triton*larven (näheres s. Text). T. Vergr. 660.

Fig. 25. a) 2 Ebenen eines Epithelkernes aus den Kiemenblättchen der *Triton*larve nach 1stündiger Behandlung mit destill. Wasser,
b) derselbe Kern nach Zusatz von 3%iger Essigsäure (Mittelebene). T. Vergr. 660.

Fig. 26. Epithelk. aus der Kieme von *Trit.* nach 24stündiger Beeinflussung mit destill. Wasser, konserv. (ZENK.) u. gefärbt. (Häm. Del.). S. Vergr. 990.

Fig. 27. a) Normaler Epithelk. aus der Schwanzflosse von *Trit.* mit Oxychromiolen,
b) in den ersten 3 Minuten nach Zufließen von konz. Salzsäure,
c) $^1/_4$ Stunde nach Zusatz. (Nach sofort angefertigten Skizzen.) T. Vergr. 990.

Fig. 28. a) Normaler Epithelk. aus der Kieme von *Trit.*,
b) in den ersten 3 Minuten nach Zusatz von konz. Salzs.,
c) nach 4stündiger Beeinflussung (nach sofort hergestellten Skizzen). T. Vergr. 990.

Fig. 29. Epithelk. aus der Schwanzfl. von *Trit.* nach 1stündiger Beeinflussung mit konz. Salzs., konserv. (ZENK.) u. gefärbt (Häm. Del.). T. Vergr. 990.

Fig. 30. Epithelk. aus der Kieme von *Trit.* nach 1stündiger Beeinflussung mit 5%igem Ammoniak, kons. (ZENK.) u. gefärbt (Häm. Del.). T. Vergr. 990.

Tafel XVI.

Fig. 31. Epithelk. der Kieme von *Trit.* nach 1stündiger Beeinflussung mit 10%igem Natriumcarbonat, kons. (ZENK.) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 990.

Fig. 32. Epithelk. d. Kieme v. *Trit.* nach 3stündiger Behandl. mit 10%igem Natriumcarbonat, kons. (ZENK.) u. gef. (Häm. Del.). T. Vergr. 990.

Fig. 33. Epithelk. d. Kieme v. *Trit.* nach $^1/_2$stündiger Beeinfl. mit 10%iger Kochsalzlösung, nicht kons. u. ungefärbt. T. Vergr. 660.

Fig. 34. Epithelk. d. Schwanzfl. v. *Trit* nach $^1/_4$stündiger Beeinfl. mit 10%iger Kochsalzlösung, nicht konserv. u. ungefärbt. T. Vergr. 990.

Fig. 35. Epithelk. d. Schwanzfl. v. *Trit.* nach 1stündiger Behandl. mit 10%iger Kochsalzlösung, kons. (Zenk.) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 990.

Fig. 36. Epithelk. d. Schwanzfl. v. *Trit.* nach 24stünd. Beeinfl. mit 10%iger Kochsalzlösung, kons. (Zenk.) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 990.

Fig. 37. Normale Keimbläschen von *Unio bat.* (nach sofort hergestellten Skizzen)
a) gez. während es in der Eizelle lag,
b) frisch aus der Zelle getreten (Koagulationsbeginn?);
beide in Ovarialflüssigkeit. T. Vergr. 660 (ohne Zeichenapparat).

Fig. 38. Normales, konserv. (Herrmannsche Flüssigk.) u. gef. (Häm. Del.) Keimbläschen von *Unio*. S. Vergr. 990.

Fig. 39. Normales, kons. (Flemming stark) u. gef. (Häm. Del.) Keimbl. v. *Unio*. S. Vergr. 660.

Fig. 40. Normale, kons. (Zenk.) u. gef. (Häm. Del.) Keimbl. v. *Unio*. S. Vergr. a) 990; b) 660.

Fig. 41. Normales, kons. (Pikrinsalpetersäure) u. gef. (Häm. Del.) Keimbl. v. *Unio*. S. Vergr. 660.

Fig. 42. Keimbl. v. *Unio* nach 2stündiger Einwirkung von destill. Wasser, nicht konserv. u. ungefärbt. T. Vergr. 660.

Fig. 43. Keimbl. v. *Unio* nach 24stünd. Beeinfl. mit destill. Wasser, kons. (Zenk.) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 660.

Fig. 44. Keimbl. v. *Unio* nach 24stündiger Beeinfl. mit destill. Wasser, kons. (Zenk.) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 660.

Fig. 45. Eierstocksei mit Keimbl. v. *Anodonta* nach $^1/_2$stünd. Einwirkung von konz. Salzsäure, kons. (Pikrinsalpetersäure) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 660.

Fig. 46. Keimbl. v. *Anodonta* nach 3stünd. Behandl. mit konz. Salzs., kons. (Pikrinsalpetersäure) u. gef. (Häm. Del.). (Das umgebende Eiplasma ist angedeutet). S. Vergr. 990.

Fig. 47. Keimbl. v. *Anodonta* nach $^1/_4$stünd. Beeinfl. mit 5%igem Ammoniak, nicht konserv. u. ungefärbt. T. Vergr. 660.

Fig. 48. Keimbl. v. *Unio* nach $^1/_2$stünd. Einwirk. v. 5%igem Ammoniak, konserv. (Zenk.) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 660.

Fig. 49. Keimbl. v. *Unio* nach 1stünd. Einwirk. v. 5%igem Ammoniak, kons. (Pikrinsalpetersäure) u. gef. (Häm. Del.) (umgebendes Eiplasma angedeutet). S. Vergr. 660.

Fig. 50. Keimbl. v. *Unio* nach 1stünd. Einwirk. v. 10%igem Natriumcarbonat, kons. (Alk. 96%) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 660.

Fig. 51. Keimbl. v. *Unio* nach 24stünd. Behandl. mit 10%igem Natriumcarbonat, kons. (Alk. 96%) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 660.

Fig. 52. Keimbl. v. *Unio* nach $^1/_2$stünd. Beeinfl. mit 10%iger Kochsalzl., kons. (Pikrinsalpetersäure) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 660.

Fig. 53. Keimbl. v. *Unio* nach 3stünd. Beeinfl. mit 10%iger Kochsalzl., kons. (Pikrinsalpetersäure) u. gef. (Häm. Del.). S. Vergr. 660.

Über die körnige Zusammensetzung des Verbindungsstückes der Samenkörper der Knochenfische.

Von

E. Ballowitz
in Münster i. W.

Mit Tafel XVII.

In meiner im Jahre 1890 erschienenen Abhandlung über die Spermien der Teleostier[1]) habe ich auch das Verbindungsstück dieser Körper in Betracht gezogen, obwohl dasselbe sehr klein und daher schwer zu untersuchen ist; sind doch die Spermien der Knochenfische schon an sich sehr kleine Gebilde. Ich erkannte[2]) an dem frischen Objekt, besonders aber nach Anwendung einer schwachen Anilinfärbung, daß die Substanz des Verbindungsstückes nicht gleichartig ist, sondern daß sich in ihm verdichtete Teile nachweisen lassen, welche dunkler erscheinen und sich intensiver färben. Solche differente Stücke sah ich in der Nähe des Kopfes, dann am Eintritt des Schwanzfadens und in der Umgebung des das Verbindungsstück durchziehenden Schwanzfadens. Sie sind auch gegen Mazerationen resistenter, so daß sie sich nach Auflösung der leicht zerstörbaren übrigen Substanz des Verbindungsstückes isolieren.

Weiter in die Struktur des kleinen Verbindungsstückes einzudringen, war mir mit den mir damals zur Verfügung stehenden optischen Hilfsmitteln nicht möglich, da dies über die Leistungsfähigkeit der zur damaligen Zeit ja ganz ausgezeichneten, von mir benutzten homogenen Immersion $^{1}/_{24}$ der Firma Winkel ging.

Inzwischen hat G. Retzius die Samenkörper der Knochenfische mit den neuen Zeissschen apochromatischen homogenen Immersionen studiert und über die Ergebnisse seiner Studien im XII. Bande seiner Biologischen

---

1) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikroskopische Anatomie, Bd. 36, 1890.

2) a. a. O. S. 237.

Untersuchungen eingehend berichtet[1]). Wenn dieser Autor auch meine früheren Angaben bestätigt hat, so ist er doch hinsichtlich des Verbindungsstückes darin weitergekommen, als es ihm mit den Zeissschen Immersionen gelang, im Verbindungsstück bestimmt abgegrenzte Körnchen zu erkennen. G. Retzius wies nach, daß dieser Spermienteil, welchen er bei den Polychäten und Lamellibranchiern als Nebenkernorgan bezeichnet hat, und welcher hier aus 4—5 rundlichen, äußerst regelmäßig angeordneten Körnchen besteht, bei Knochenfischen aus zwei verschiedenen Teilen zusammengesetzt ist, nämlich aus einer helleren, weniger stark färbbaren Substanz und aus in diese eingelagerten, dunkleren, kräftiger färbbaren, rundlichen Körnern. Die Zahl dieser Körner ist verschieden, meist wurden nur 4—5 gezählt, in andern Fällen mehr, bis 8.

Sie wurden bei Hecht, Karausche, Hering, Lachs, Flunder, *Zoarces* und *Gobius niger* beobachtet, nicht dagegen bei *Lota vulgaris*; beim Flußbarsch wurde nur ein einziges Korn gesehen.

Die meisten Abbildungen auf Tafel XIX und XX des Retziusschen Werkes zeigen allerdings diese Granula nicht sehr deutlich und nicht scharf abgegrenzt.

Kürzlich habe ich mich selbst nun überzeugen können, daß diese Angaben von G. Retzius zutreffen. Ich habe darüber in meiner Abhandlung über die Spermien der Forellen[2]), welche vor kurzer Zeit in diesem Archiv erschienen ist, berichtet und mit der Zeissschen homogenen Immersion hier im Verbindungsstück mehrere scharf abgesetzte Granula nachweisen können.

Ein ganz besonders günstiges Objekt für den Nachweis dieser granulären Struktur fand ich in dem Samenkörper der Goldorfe (*Idus melanotus* Heck, var. *auratus*. *Idus Orfus* L.).

Da die Spermien dieses Knochenfisches bisher noch nicht untersucht sind (auch G. Retzius hat sie nicht berücksichtigt), soll in folgendem darüber berichtet werden.

Der Kopf dieser Samenkörper ist rundlich und etwas größer als beim Hechte. Seiner hinteren Hälfte sitzt das Verbindungsstück kelchartig an. Die Figuren der Tafel XVII, welche die vorderen Abschnitte von Spermien der Goldorfe zur Darstellung bringen, demonstrieren Form und Struktur des Verbindungsstückes. Die Figuren 1—6 sind nach

[1]) G. Retzius, Die Spermien der Leptocardier, Teleostier und Ganoiden. Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. XII, 1905.

[2]) E. Ballowitz, Über die Samenkörper der Forellen. Archiv f. Zellforschung, Bd. XIV, 1915.

Präparaten gezeichnet, die in physiologischer Kochsalzlösung durch Osmiumsäuredämpfe fixiert und mit Gentianaviolett schwach gefärbt wurden. Man sieht, daß die Größe und Form des kelchartigen Verbindungsstückes etwas variiert. Sein vorderer Rand ist oft etwas unregelmäßig und wie leicht eingekerbt.

Eine Struktur des Verbindungsstückes ist an diesen Präparaten nicht zu erkennen. Diese wird erst sichtbar, wenn die in physiologischer Kochsalzlösung aufgeschwemmten Spermien ohne vorhergegangene Fixierung mit Gentianaviolett gefärbt werden und in diesem Zustand einige Tage unter dem Deckglas liegen bleiben. Alsdann tritt eine Differenzierung im Verbindungsstück insofern ein, als die Zwischensubstanz sich entfärbt, während die Körnchen mehr oder weniger tingiert bleiben. Man erkennt alsdann im Verbindungsstück zahlreiche, etwas verschieden große, kugelrunde Körnchen; die einen sind dunkler, die andern heller gefärbt. Die Figuren 7—17 der Tafel XVII zeigen diese Körnchen bei Kantenansicht des Verbindungsstückes. In den Figuren 18 und 19 der Tafel XVII blickt man von hinten her auf die hintere Kopfhälfte und erhält so eine Flächenansicht des ganzen Verbindungsstückes. Alsdann sind die Körnchen besonders deutlich und zahlreich sichtbar. Die Granula ließen sich an jedem Spermium nachweisen, eine besondere regelmäßige Anordnung konnte aber nicht erkannt werden. Die Köpfe waren in diesen Präparaten etwas gequollen und ganz farblos geworden, so daß die Körnchen dadurch sehr deutlich wurden.

Außer diesen Körnchen des Verbindungsstückes sah ich in vielen Köpfen ein isoliertes, weder mit dem Verbindungsstück noch mit dem Achsenfaden in Zusammenhang stehendes Körnchen, über dessen Bedeutung ich nicht ins Klare gekommen bin.

Setzt man zu dem in physiologischer Kochsalzlösung mit Gentianaviolett ohne Fixierung gefärbten Präparat Kali aceticum, so verändern die Köpfe unter Quellung nach einiger Zeit ihre Form und werden fast ganz unsichtbar. Die Granula bleiben, wenn auch nicht deutlich unterscheidbar, erhalten. Unter ihnen fiel alsdann ein großes, stark lichtbrechendes tröpfchenartiges Kügelchen auf, welches sich auch im Kopf befinden konnte.

Tafelerklärung.

Tafel XVII.

Alle Figuren der Tafel stellen vordere Enden der Spermien der Goldorfe (*Idus melanotus* Heck. var. *auratus. Idus orfus* L.) dar und sind nach der Zeissschen homogenen Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensations-Ocular 12 gezeichnet.

Fig. 1—6. Seitenansichten des Kopfes und Verbindungsstückes nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und nach Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 7—19 nach Präparaten, welche nach Färbung mit Gentianaviolett 2 Tage in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglas gelegen hatten.

Fig. 7—17. Seitenansichten von Kopf und Verbindungsstück.

In Figur 18 und 19 blickt man auf die hintere Fläche des Kopfes und hat eine Flächenansicht des Verbindungsstückes vor sich.

In Fig. 7—19 sind die zahlreichen Körnchen im Verbindungsstück deutlich sichtbar.

31.



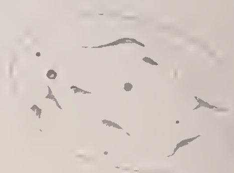
32.



33.



34.

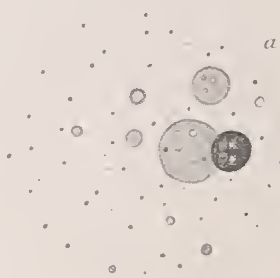


35.

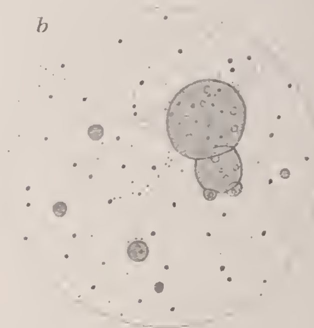


37.

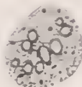
a



b

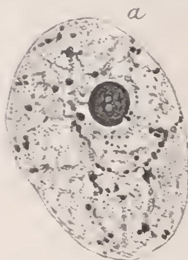


36.

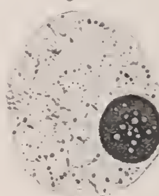


40.

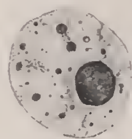
a



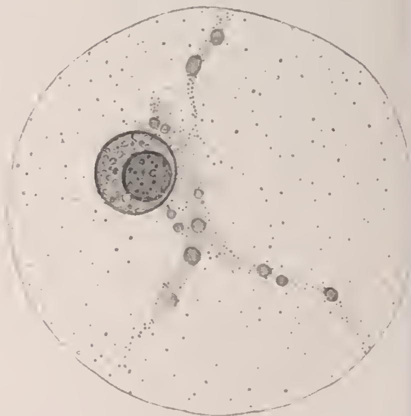
b



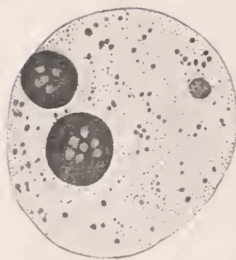
41.



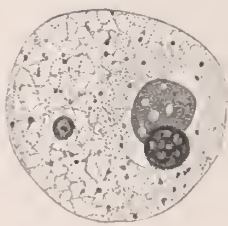
42.



38.



39.



Wilhelm

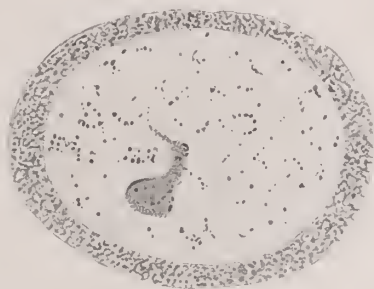
43.



44.



45.



46.



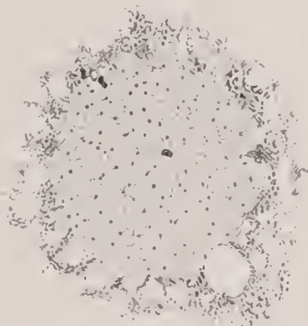
47.



49.



48.



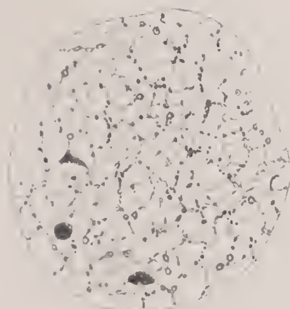
50.



51.

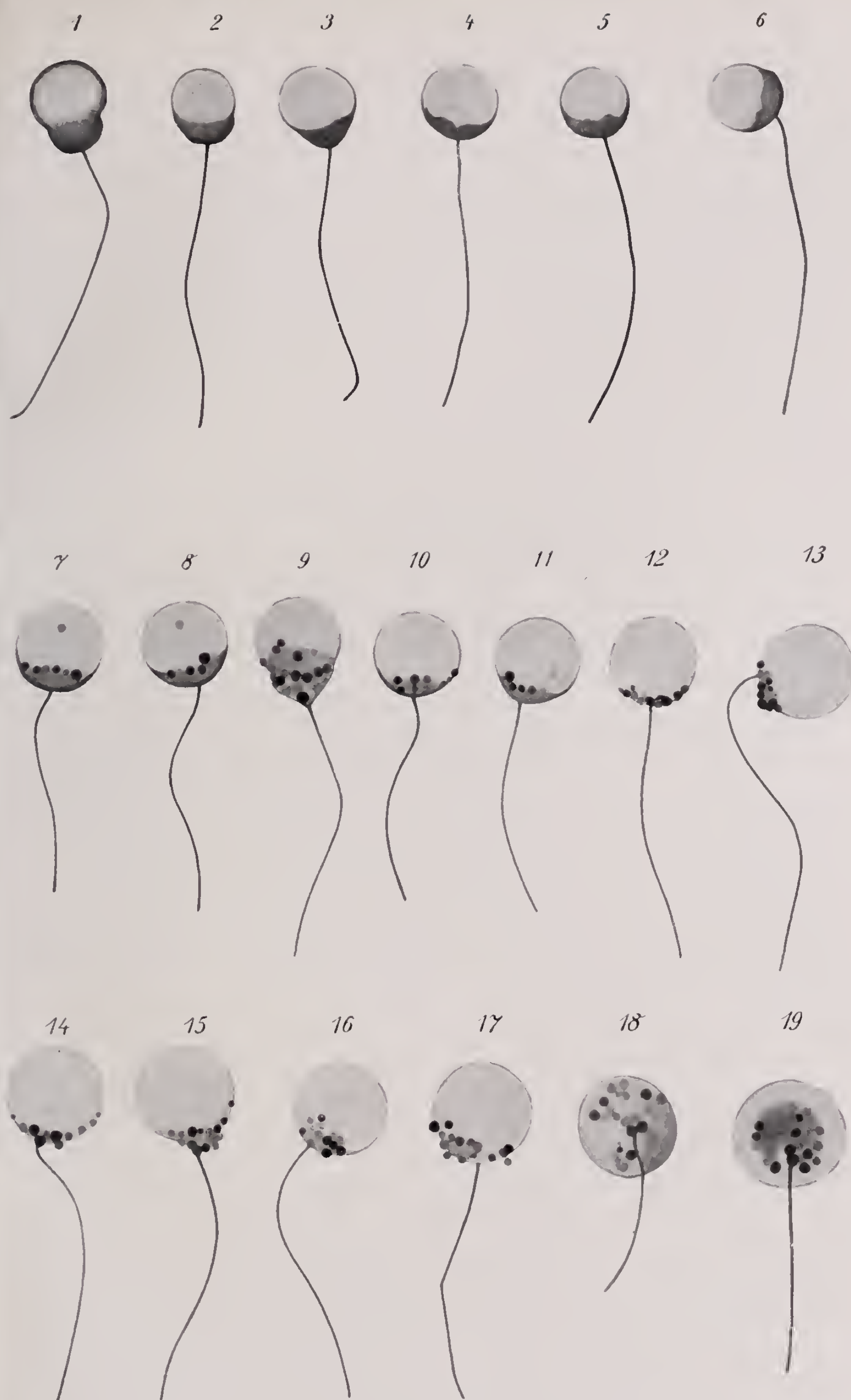


52.



53.




1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

Die Spermien der Haarmücken, Bibionidae.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Samenkörper der Dipteren.

Von

E. Ballowitz
in Münster i. W.

Mit 17 Textfiguren und Tafel XVIII.

Die Samenkörper der Zweiflügler, *Diptera*, sind wenig bekannt und seit den Zeiten v. Siebolds[1]) einer eingehenderen Untersuchung nicht unterzogen worden. Sie bieten auch im allgemeinen wenig Bemerkenswertes dar, soweit ich bis jetzt nach eigener Anschauung darüber urteilen kann. Bei einer ganzen Reihe von Gattungen, welche ich seit meinen früheren Studien über Insektenspermien[2]) im Laufe der Jahre gelegentlich untersuchte, fand ich nur einfache, bisweilen sehr lange und oft sehr feine Fäden mit nadelförmigem Kopf; die Geißel ließ sich durch Mazeration streckenweise oft in Fasern zerlegen.

Nur bei den Haarmücken, *Bibionidae*, entdeckte ich eigenartige Formen, welche ein besonderes Interesse beanspruchen; auch erwies sich, daß die nicht sehr langen Samenkörper dieser mühelos überall häufig zu beschaffenden Dipteren in Mazerationen leicht und in weitgehendem Maße

[1]) C. Th. v. Siebold, Über die Spermatozoen der Crustaceen, Insekten, Gastropoden und einiger anderer wirbelloser Tiere. Müllers Archiv, Jahrgang 1836.

[2]) E. Ballowitz, Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoen. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. I, 1886, Nr. 14. Derselbe, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten (I. Coleopteren). Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 50, 3. Heft, 1890. Derselbe, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 60. Derselbe, Zu der Mitteilung des Herrn Prof. L. Auerbach in Breslau über »Merkwürdige Vorgänge am Sperma von *Dytiscus marginalis*«. Anat. Anz., VIII. Jahrg., 1893, Nr. 14 u. 15. Derselbe, Über eigenartige, spiralig strukturierte Spermien mit apyrenem und eupyrenem Kopf bei Insekten. Archiv für Zellforschung, XII. Bd., 1. Heft, 1914.

zerfielen und dadurch einen tieferen Einblick in ihren feineren Aufbau gestatteten.

Ich will daher in folgendem an der Hand der beigefügten Abbildungen über diese Körper und ihre Zusammensetzung berichten.

Ich untersuchte von der Gattung *Bibio* zwei Arten, welche als *B. Marci* L. und *B. hortulanus* L. bestimmt wurden; sodann noch eine kleine ganz schwarze Art, die leider nicht näher bestimmt wurde. Wenn sie nicht der Gattung *Bibio* selbst angehört, so ist sie jedenfalls ganz nahe damit verwandt. Ich will sie als *Bibio* spec. aufführen.

Die Spermien wurden entweder dem Hoden oder dem Receptaculum entnommen. Bei Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung zeigten sie noch schlagende Bewegung ihrer Geißel. Die Bewegungserscheinungen im einzelnen habe ich noch nicht studieren können.

Die angewandten Untersuchungsmethoden sind dieselben, wie bei meinen früheren Untersuchungen[1]).

Die Spermien der untersuchten Bibioniden bestehen aus einem nadelförmigen Kopf und einer im Vergleich mit den Spermien mancher andrer Dipteren nicht sehr langen Geißel. Die letztere zeichnet sich durch das Vorhandensein eines sehr langen Endstückes aus, was um so mehr auffällt, als den Spermien der Insekten ein Endstück gewöhnlich zu fehlen pflegt.

Die Figuren 1—3 der Tafel XVIII stellen bei ganz der gleichen Vergrößerung Spermien der drei von mir untersuchten Haarmückenarten dar und zwar Fig. 1 von *Bibio Marci*, Fig. 2 von *Bibio* spec. und Fig. 3 von *Bibio hortulanus*. Wie in meinen früheren Arbeiten wurde bei Herstellung der Figuren ein jeder Teilstrich des Mikrometeroculars Nr. 2 von Winkel, mit welchem die Objekte bei Winkels homogener Immersion $^1/_{24}$ (Tubus nicht ausgezogen) gemessen wurden, und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,001 mm wirklicher Objektgröße ist, = 1 mm gesetzt. Dieses gewonnene Maß mußte aber um $^1/_3$ verkleinert werden, um die langen Spermien auf dem Tafelformat unterbringen zu können, so daß die gesammten Fignren $^1/_3$ kleiner gezeichnet sind, als diejenigen meiner früheren Arbeiten über Insektenspermien.

Die Samenkörper von *Bibio Marci* L. sind die kürzesten und durchschnittlich 0,18—0,2 mm lang, wovon $^1/_5$ auf das Endstück entfällt, Fig. 1 der Tafel XVIII.

Über noch einmal so lang sind die Spermien von *B.* spec., etwa 0,448 mm, Fig. 2 der Tafel XVIII. Das merkwürdigste an ihnen ist, daß

[1]) a. a. O.

das Endstück fast doppelt so lang ist, als das Hauptstück; das erstere mißt gegen 0,29 mm, während das Hauptstück nur 0,15 mm lang ist.

Die größte Länge, im Durchschnitt 0,52 mm, kommt bei *Bibio hortulanus* L. zur Beobachtung. Auch hier verhält sich das Endstück außergewöhnlich und erscheint ein wenig länger als das Hauptstück mit dem Kopf. Während letztere bei den Messungen im Durchschnitt 0,25 mm ergaben, besaß das Endstück eine Länge von etwa 0,27 mm.

In den frischen Präparaten erschienen die Spermien unregelmäßig hin- und hergebogen, wobei sich die Einbiegungen des Endstückes nicht von denjenigen des Hauptstückes unterschieden. Textfigur 1 zeigt drei



Fig. 1.

intakte Spermien von *B. hortulanus* L. nach Fixierung durch Osmiumdämpfe und Färbung mit Gentianaviolett.

An allen diesen Spermien war das lange Endstück sehr fein und in ganzer Länge gleichmäßig dünn. Eine weitere Differenzierung an seinem hinteren Ende konnte nicht festgestellt werden. Mit Gentianaviolett färbte es sich nur blaß und unterschied sich dadurch von dem wesentlich dickeren Hauptstück, welches sich mit Gentianaviolett intensiv dunkel

tingierte. Das hintere Hauptstückende verjüngte sich bei dem Übergang in das Endstück gewöhnlich ein wenig, ließ sich aber doch deutlich von dem feinen Endstück abgrenzen.

Bei *Bibio Marci* L. erschien das vorderste Ende des Hauptstückes dicht hinter dem Kopf ein wenig schmäler, was in mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparaten besonders deutlich wurde; hier war es auch blasser gefärbt. Vgl. Textfigur 2, 3 und 4. Im übrigen machte das Hauptstück den Eindruck einer etwas abgeplatteten Faser. Ihr einer Rand zeigte an den frischen Präparaten bisweilen eine regelmäßige wellenförmige oder krausenartige Einbiegung.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

Durch Mazeration der Spermien in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase läßt sich nun das Hauptstück der Geißel regelmäßig in Fasern zerlegen.

Zunächst und am häufigsten zerfällt es in zwei intensiv tingierte Fasern von gleichem Aussehen. Dieses tritt schon ein, wenn sich die

platten Geißeln im Präparat den Glasflächen dicht anlagern. Alsdann erscheint das Hauptstück meist in Form von zwei dicht nebeneinander liegenden schmalen Streifen. Die Figuren 12, 13, 16 u. 17 der Tafel XVIII, welche vordere Geißelenden mit zugehörigem Kopf darstellen, lassen dies erkennen, ebenso die Textfiguren 2 und 3. In Textfigur 5, dem mit Gentianaviolett gefärbten Spermium von *Bibio Marci* L., verlaufen die beiden Streifen in der ganzen Ausdehnung des Hauptstückes dicht nebeneinander.

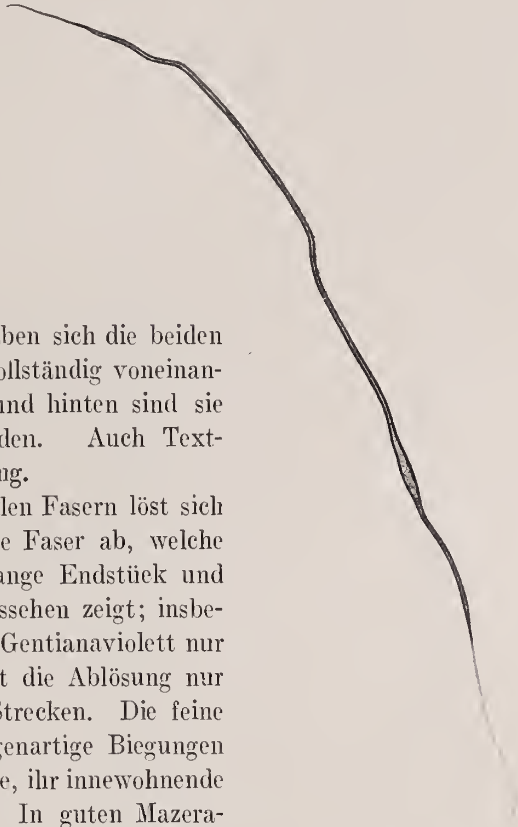


Fig. 5.

In den Figuren 4 und 5 der Tafel XVIII haben sich die beiden dunkel gefärbten Fasern vollständig voneinander getrennt, nur vorne und hinten sind sie noch miteinander verbunden. Auch Textfigur 4 zeigt diese Trennung.

Von einer dieser dunklen Fasern löst sich nun sehr häufig eine dritte Faser ab, welche ebenso fein ist wie das lange Endstück und auch sonst das gleiche Aussehen zeigt; insbesondere färbt sie sich mit Gentianaviolett nur wenig. Gewöhnlich erfolgt die Ablösung nur hier und da auf kürzere Strecken. Die feine Faser weist dabei oft bogenartige Biegungen auf, welche auf eine gewisse, ihr innewohnende Elastizität schließen läßt. In guten Mazerationen gelingt es, die feine, blasse Faser in ganzer Ausdehnung zur Abspaltung zu bringen. Meine von vornherein gehegte Vermutung, daß diese blasse Faser sich direkt in das Endstück fortsetze, sah ich in diesen Mazerationen bestätigt. Es lösen sich nämlich nicht selten die beiden dickeren, dunkel gefärbten Fasern hinten vom Endstück ab, wobei ihre zugespitzten Enden dann frei aufhören. Alsdann sieht man, daß sich die blasse Faser direkt in das lange Endstück fortsetzt, ohne daß irgend eine Grenze festzustellen wäre. Das lange Endstück ist also das frei vorragende Ende der blassen Faser, welche mithin sehr wesentlich länger ist

als die beiden dunklen Fasern. Die Figuren 6—8 der Tafel XVIII zeigen von *Bibio Marci* L. solche Zerfallstadien. In Figur 6 ist das Hauptstück in ganzer Ausdehnung in die drei geschilderten Fasern zerlegt, von denen



Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8.

die beiden dunkleren aber vorne und hinten noch vereinigt sind; man kann daher hier noch nicht den direkten Übergang der blassen Faser in das Endstück feststellen. In Fig. 7 ist dieser Zusammenhang sofort er-

sichtlich, da die hinteren zugespitzten Enden der beiden dunklen Fasern sich abgelöst haben und frei vorragen. Am vorderen Ende desselben Spermiums hat sich die eine dunkle Faser vom Kopfe abgelöst, mit ihr ist noch die blasse Faser im Zusammenhang geblieben. In Fig. 8 haben sich die beiden dunklen Fasern sowohl vorn wie hinten abgetrennt und sind völlig isoliert, während die blasse Faser im Zusammenhang mit dem Kopfe geblieben ist. Das Letztere wird oft beobachtet, wie auch Textfigur 14 zeigt.

Die erläuterten Abbildungen, besonders aber die Textfiguren 6 und 7, lassen auch die Lage der blassen Faser innerhalb des Hauptstückes feststellen. Die blasse Faser liegt nämlich zwischen den beiden dunklen Fasern, so daß man sie als Achsenfaser und die beiden dunklen Fasern als Randfasern bezeichnen kann. In den Textfiguren 6 und 7 sieht man die blasse Achsenfaser genau in der Mitte zwischen den beiden Randfaserstreifen hinziehen. Bei der Zerklüftung der Geißel bleibt die Achsenfaser daher bald an der einen, bald an der andern Randfaser haften.



Fig. 9.

Nach dem Grade der Zerklüftung bieten die Spermien in den Mazerationen die mannigfachsten Zerfallbilder, wie die Textfiguren 8—17 demonstrieren. Die Textfiguren 8—14 sind Spermien von *B. Marci* L. In Textfigur 8 hat sich nur hinten die eine Randfaser abgelöst, während die andere noch mit dem Endstück im Zusammenhang geblieben ist. In Textfigur 9 haben sich beide Randfasern voneinander getrennt, vorne die eine auch vom Kopf, die Achsenfaser ist aber bis auf das Endstück noch nirgends zu sehen. Textfigur 10 zeigt die völlige Zerspaltung des Hauptstückes in die beiden dunklen Randfasern; von der einen beginnt sich das hintere Ende der Achsenfaser im Zusammenhang mit dem Endstück abzuheben. In Textfigur 11 hat sich nur in der Mitte und hinten die Achsenfaser eine Strecke weit abgelöst, während die beiden Randfasern noch in Zusammenhang geblieben sind. In den Textfiguren 12

und 13 sind zwar die beiden Randfasern in ganzer Ausdehnung isoliert, die Achsenfaser hat sich aber nur vorne auf eine kurze Strecke abgetrennt. In Textfigur 13 divergieren die abgelösten, zugespitzten Enden der beiden Randfasern und lassen zwischen sich die Achsenfaser hervortreten und in das Endstück übergehen. Sehr merkwürdig ist Textfigur 14, in welcher sich die Achsenfaser in ganzer Ausdehnung aus dem



Fig. 10.



Fig. 11.

Hauptstück herausgeschält hat und allein mit dem Kopf in Verbindung geblieben ist, während die beiden Randfasern noch miteinander zusammenhängen, sich aber vom Kopfe abgetrennt haben.

Die Textfiguren 15—17 stellen Zerfallbilder der Samenkörper von *B.* spec. dar und zeigen ähnliches. In Textfig. 15 haben sich zwar die

Randfasern voneinander isoliert, die Achsenfaser ist vorne aber nur an zwei Stellen sichtbar geworden. In Textfig. 16 ist die letztere schon auf längere Strecken abgespalten; vorne und hinten ist eine Randfaser mit ihrem Ende vollständig von der Umgebung losgelöst. Textfig. 17 zeigt die völlig isolierten und voneinander divergierenden Enden der beiden Randfasern

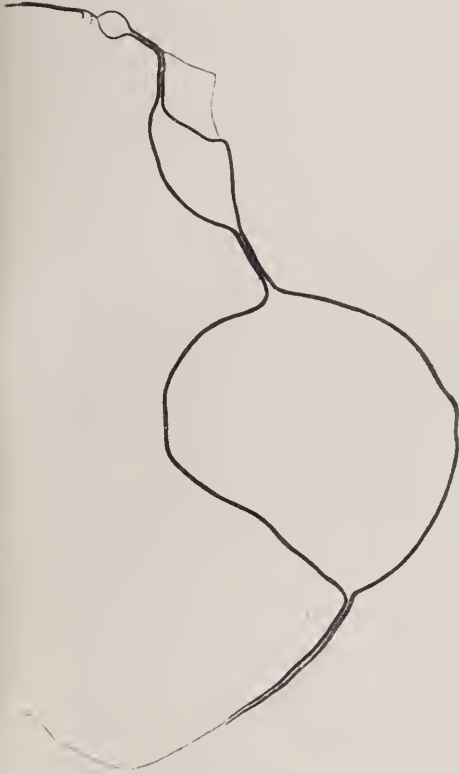


Fig. 12.



Fig. 13.

und den Übergang der hier abgelösten Achsenfaser in das riesig lange Endstück.

Achsenfaser und Endstück besitzen nun noch eine weitere Struktur, die sich in den mit Gentianaviolett gefärbten Mazerationen leicht nachweisen läßt. Diese feine Faser ist nämlich in ihrer ganzen Länge aus zahlreichen feinsten Elementarfibrillen zusammengesetzt, welche die Faser von ihrem vorderen bis zu ihrem hinteren Ende kontinuierlich durchsetzen. In den Mazerationen tritt dieser Zerfall sehr leicht ein. Ich zählte bis 7 Fibrillen. Die Figuren 7 und 8 (*Bibio Marci* L.) und 9, 10 und 21 (*Bibio*

spec.) der Tafel XVIII zeigen den fibrillären Zerfall der Achsenfaser und des Endstückes an jeder beliebigen Stelle. In den Figuren 9—10 von *Bibio* spec. sind die dunkel gefärbten Randfasern völlig voneinander getrennt und haben die fibrillär zerfallene Achsenfaser frei gegeben, die kontinuierlich in das enorm lange, gleichfalls fibrilläre Endstück übergeht.



Fig. 14.

An den beiden Randfasern habe ich bis jetzt eine weitere Zusammensetzung noch nicht auffinden können. In Mazerationen, die etwa 14 Tage unter dem Deckglas gelegen hatten, sah ich nur des öftern einen körnigen Zerfall, es sah aus, als ob eine Art Hüllsubstanz in eine Reihe hintereinander gelegener, körnchenartiger Stücke zerfallen wäre. Ich erhielt ähnliche Bilder, wie ich sie von *Hydrophilus* früher abgebildet habe. Besonders häufig kamen diese Körnchen an dem dünneren vorderen Abschnitt des Hauptstückes bei *Bibio Marci* L. zur Beobachtung. Vgl. Figur 14—16 der Tafel XVIII.

Auch der Spermienkopf der Bibioniden zeigte bemerkenswerte Einzelheiten, verhielt sich aber bei den untersuchten Arten merkwürdig verschieden.

Bei allen Arten ist er schmal nadelförmig und im Vergleich mit der Geißel sehr kurz. Bei *Bibio Marci* L. und *B.* spec. besitzt er eine Länge von 0,008 mm. Die einfachsten Verhältnisse zeigte *B. Marci* L. An den frisch durch Osmiumdämpfe fixierten und mit Gentianaviolett gefärbten Köpfen sieht man an dem vorderen zugespitzten Ende ein sehr kleines, kurzes, schmales, intensiv gefärbtes Spitzenstück, das aber nicht an allen Köpfen deutlich ist. Das hintere Kopfende ist dadurch ausgezeichnet, daß an seiner einen Seite die dunkel gefärbte Geißel in einem Einschnitt des Kopfes eine kurze Strecke nach vorne verläuft, wie Fig. 12 der Tafel XVIII zeigt. Dies Verhalten gleicht der von mir früher bei *Hydrophilus* be-

schriebenen Struktur[1]). Spitzenstück und hinterer Kopfabsatz sind aber nur deutlich, wenn das, wie oben angegeben, behandelte Präparat ein bis mehrere Tage unter dem Deckgläschen feucht gelegen hat. Das Chromatin des Kopfes, das vorher intensiv dunkel gefärbt war, hat sich alsdann entfärbt und ist ganz hell geworden. Fig. 12 der Tafel XVIII. Der Kopf ist übrigens in den Präparaten oft nicht gerade gestreckt, sondern unregelmäßig gebogen.



Fig. 15.

In den Mazerationen löste sich schließlich am vordersten Ende der Geißel nicht selten bei *B. Marci* L. eine feine, ganz kurze Faser ab, welche stets mit dem hinteren Kopfende in Verbindung blieb. Das hintere Ende dieser Faser war fein zugeschärft. Ich möchte diese als Kopfanhang erscheinende Faser »der Wimpelfaser« vergleichen, welche ich bei bestimmten Coleopteren (*Hydrophilus*, *Dyticus*) a. a. O. aufgefunden und a. a. O. näher beschrieben habe, nur ist sie bei den Bibioniden wesentlich kürzer. Die Figuren 13—16 der Tafel XVIII zeigen diese etwas verschieden lange Wimpelfaser, von welcher sich auch noch feinste Fasern ablösen können, Fig. 13. Auch *B. hortulanus* L. besitzt diese Faser, wie die Fig. 11 der Tafel XVIII erkennen

[1]) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten (I. Coleopteren). Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 50, 3. Heft 1890.

läßt; dahinter ist das Hauptstück in drei Fasern zerfallen, von denen sich die Achsenfaser zwischen den beiden dunkleren Randfasern befindet.



Fig. 16.

Noch komplizierter gestalten sich die Strukturverhältnisse des Kopfes bei *B.* spec. Allerdings muß ich gestehen, daß ich bei dieser Species hierüber nicht ganz ins Klare gekommen bin; es schien mir, als ob sich in den Mazerationen ein Teil des Kopfes leicht auflöste und zerfiel, vgl. Fig. 22 der Tafel XVIII u. Textfigur 17. Jedenfalls ließ sich feststellen, daß die Fasern des Hauptstückes an der einen Seite des vermeintlichen Kopfes ziemlich weit nach vorne verliefen, wie in Fig. 17 der Tafel XVIII dargestellt ist. Die Figuren 18—22 der Tafel XVIII, welche bei stärkster Immersionsvergrößerung gezeichnet wurden, sind wieder Zerfallbilder und zeigen, daß außer den beiden dunkel gefärbten Randfasern auch die helle feine Achsenfaser nach vorne vordringt und anscheinend am weitesten von allen; auch bleibt die Achsenfaser gewöhnlich im Zusammenhang mit dem Kopf, während die beiden andern Fasern sich

leichter ablösen, wie an den Figuren 20—22 zu sehen ist; in Figur 18 ist nur noch sie allein am Kopfe befestigt.

Nach hinten hin geht nun auch bei *B.* spec. der vermeintliche Kopf in eine kurze, leicht isolierbare Anhangsfaser über, die sich nach hinten hin fein auszieht und hier häufig in feinste Fäden aufgefasert ist, Fig. 18, 20 u. 22 der Tafel XVIII. Eine Grenze zwischen Kopf und Anhangsfaser ist nicht zu erkennen und kann ich, wie oben schon erwähnt, nicht angeben, was hier chromatinhaltiger Kopf ist und wie weit dieser reicht.



Fig. 17.

Spermien mit einem längeren Endstück sind bis jetzt unter den Insekten nur bei *Gryllotalpa* und *Gryllus* beschrieben worden, sie wurden im Jahre 1894 in meinem Greifswalder Laboratorium unter meiner Anleitung aufgefunden[1]). Auch bei *Gryllotalpa* und *Gryllus* ist das Endstück fibrillär und die Fortsetzung einer blassen Achsenfaser.

Vom Endstück abgesehen, gleicht die Struktur der Spermien der Bibioniden sehr den feineren Bauverhältnissen, welche ich früher bei *Hydrophilus* eingehend beschrieben habe[2]). Auch bei *Hydrophilus* zerfällt die Geißel in zwei dunkle Fasern und eine hellere, welche letztere von zahlreichen feinsten Elementarfibrillen gebildet wird. Daß hier auch eine Wimpelfaser und seitliche Insertion der Geißel am Kopfe vorhanden ist, wurde oben schon erwähnt. Die beiden bei *Hydrophilus* isoliert zur Darstellung zu bringenden feineren Fibrillen kommen allerdings bei den Bibioniden nicht zur Beobachtung.

---

[1]) K. Ballowitz, Zur Kenntnis der Samenkörper der Arthropoden. Internationale Monatsschrift f. Anatomie u. Physiologie, Bd. XI, Heft, 5, 1894.

[2]) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten (I. Coleopteren). Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 50, Taf. XIV, 1890.

Tafelerklärung.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Spermium von *Bibio Marci* L.

Fig. 2. Spermium von *Bibio* spec.

Fig. 3. Spermium von *Bibio hortulanus* L.

Fig. 1—3 wurden nach durch Osmiumdämpfe fixierten und mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten bei genau der gleichen Vergrößerung gezeichnet. Ein jeder Teilstrich des Mikrometeroculars Nr. 2 von Winkel, mit welchem die Objekte bei Winkels homogener Immersion $^1/_{24}$ (Tubus nicht ausgezogen) gemessen wurden und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,001 wirklicher Objektgröße ist, wurde = 1 mm gesetzt. Dieses gewonnene Maß mußte um $^1/_3$ verkleinert werden, um die langen Spermien auf dem Tafelformat unterbringen zu können.

Das bei *Bibio* spec. und *Bibio hortulanus* enorm lange, feine Endstück ist zu beachten.

Fig. 4—8. Zerfallstadien der Geißel von *Bibio Marci* L. Die beiden Randfasern sind dick und dunkel gefärbt, die Axenfaser und das Endstück dagegen fein und hell. In Figur 8 sind Achsenfaser und Endstück in Elementarfibrillen zerfallen, die beiden dunklen Randfasern erscheinen in ganzer Ausdehnung isoliert. Kochsalzmazeration, Gentianaviolett. Zeiss homogene Immersion Obj. 8 mm, Apert. 0,65, Compensationsocular N. 18.

Fig. 9 und 10. Zwei in Fasern zerlegte ganze Spermien von *Bibio* spec. Die Randfasern dunkel gefärbt, die Achsenfaser und das Endstück in feinste Elementarfibrillen zerlegt. Kochsalzmazeration, Gentianaviolett. Zeiss homogene Immersion 1,5 mm Apert. 1,30, Compensationsocular Nr. 8.

Fig. 11. Vorderes Ende eines Spermiums von *Bibio hortulanus*, in Fasern zerlegt. Im Zusammenhang mit dem Kopf die Wimpelfaser; zwischen den beiden dunklen Randfasern ist die helle, feine Achsenfaser sichtbar geworden. Kochsalzmazeration, Gentianaviolett. Zeiss homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular Nr. 12.

Fig. 12. Vorderes Ende eines Spermiums von *Bibio Marci* L. Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe, Färbung mit Gentianaviolett. Das Präparat hatte 2 Tage unter dem Deckglas gelegen. Der vorher intensiv gefärbte Kopf hat sich aufgehellt, so daß das Spitzenstück und die asymmetrische Geißelinsertion sichtbar sind. Zeiss homogene Immersion 1,5, Apert. 1,30, Compensationsocular 12.

Fig. 13—16. Vordere Spermienenden von *Bibio hortulanus* L. Die im Zusammenhang mit dem Kopf bleibende Wimpelfaser hat sich abgelöst. Kochsalzmazeration, Gentianaviolett. Zeiss homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular Nr. 12.

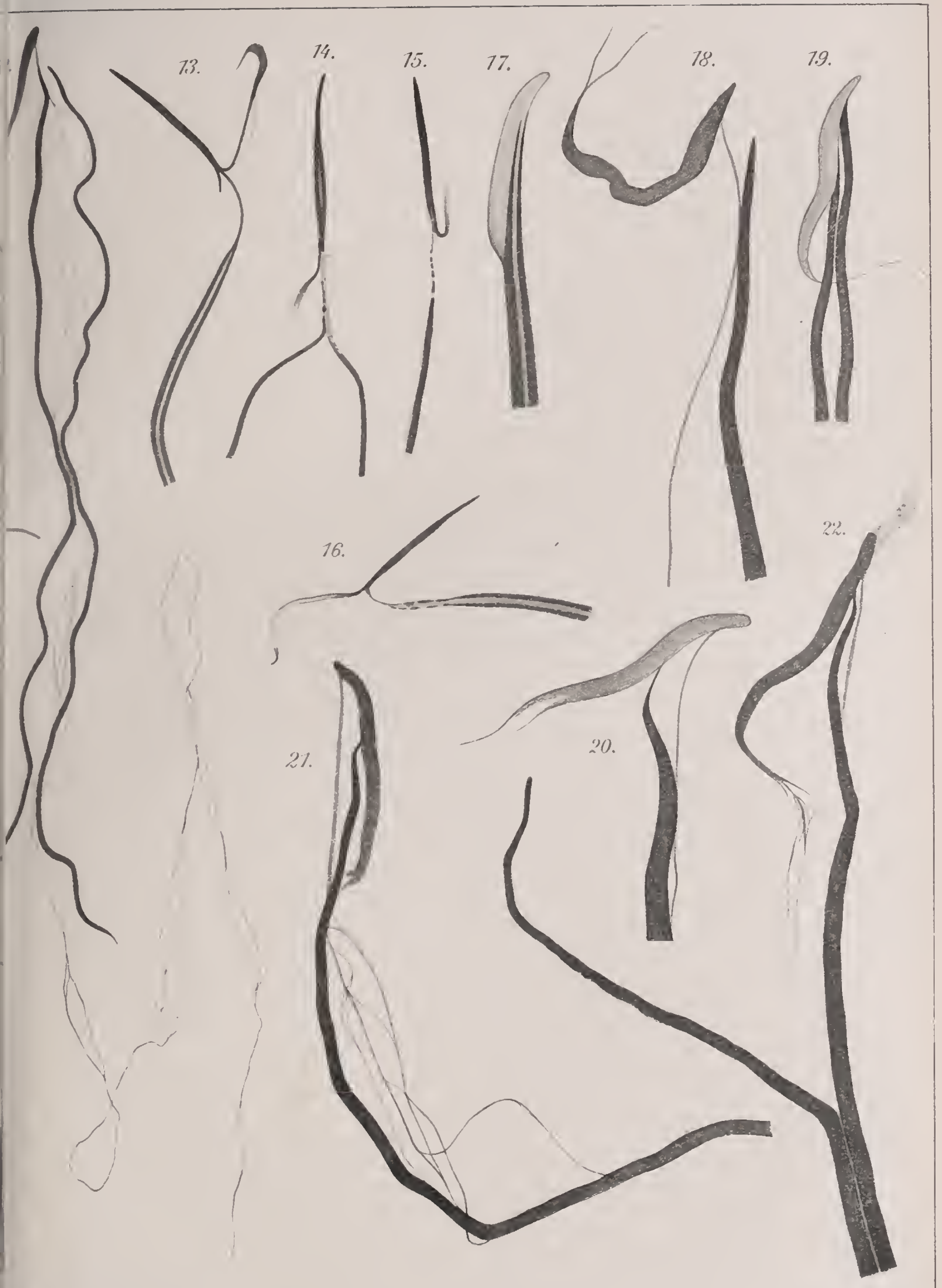
Fig. 17. Vorderende eines Spermiums von *Bibio* spec. Osmiumdämpfe, Gentianaviolett. Zeiss homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular 18. Seitliche Insertion der Geißelfasern am Kopf.

Fig. 18—22. Vordere Spermiumenden von *Bibio* spec. Zerfallbilder der Geißel. Kochsalzmazeration, Gentianaviolett. Zeiss homogene Immersion 1,5 mm, Apert 1,30, Compensationsocular Nr. 18. Die dicken Randfasern dunkel, die feine Achsenfaser hell. Kopf mit faserartigem Anhang. In Figur 21 ist die Achsenfaser in Fibrillen zerfallen.

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 11. 12.

K. Schück gez.

Verlag von Wilh



Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei Ceratium und seine Bedeutung für Variation und Periodizität.

Von

Otto Hartmann (Graz).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

Mit Tafel XIX—XXII.

Einleitung.

Das Bestreben der modernen hydrobiologischen Forschung, im speziellen der Planktologie geht hinsichtlich der Erforschung der Cyclomorphose der Planktonten dahin, diese aus äußeren und inneren Bedingungen heraus kausal zu verstehen. Jedoch hat man bisher den Organismus als ganzes den äußeren Faktoren gegenübergestellt und nun die einzelnen Formumwandlungen und Größenvariationen einfach schlechthin als Reaktionsresultate auf diese Faktoren betrachtet und ähnlich ist man auch mit den inneren Systembedingungen verfahren, die man etwa als die cyclische Variation verursachend hinstellen wollte. — Auch da hat man den Organismus als einheitliches und geschlossenes System betrachtet, ohne zu bedenken, daß vielleicht gerade in der verschiedenen Beeinflußbarkeit seiner einzelnen Elemente durch äußere und innere Faktoren die Ursachen der Cyclomorphose wenigstens teilweise gefunden werden könnten. Mit einem Wort: man hat bei diesen Studien zu wenig zellphysiologische Gesichtspunkte zugrunde gelegt. Solche Gesichtspunkte, insbesondere die Lehre von der Kernplasmarelation, auf diese Probleme anzuwenden, will ich in vorliegenden Zeilen zu unternehmen wagen. Es muß betont werden, daß zwar hier nur einzellige Organismen zugrunde gelegt werden, daß aber diese Prinzipien, — falls man auf diesbezügliche Untersuchungen gestützt das unternehmen wird, — auch auf die vielzelligen Planktonten, insbesondere also auf Rotatorien und Cladoceren werden angewandt werden können. (Siehe Hartmann: Zoolog. Jahrb. 1916.)

Durch zahlreiche Messungen konnte ich zeigen, daß bei *Ceratium hirundinella* und *cornutum* die Kernplasmarelation in Abhängigkeit von der Temperatur steht, und daß auch sonst diese Organismen vielfach dasselbe Verhalten zeigen wie die Infusorienkulturen und andre Forschungsobjekte, auf deren Untersuchung sich der gewaltige Bau der Kernplasmarelationslehre erhebt. Somit sind wir auch berechtigt, die Prinzipien dieser Lehre zur Erklärung des Verhaltens der Ceratien heranzuziehen.

Bevor ich zum speziellen Thema übergehe, wird es notwendig sein, die Grundlagen der Kernplasmarelationslehre kurz anzuführen. Bezüglich der Einzelheiten und speziellen Fragen muß ich auf die Arbeiten im Literaturverzeichnis verweisen, wo allerdings auch unter der Fülle der erschienenen Literatur eine Auswahl getroffen wurde.

In der heutigen experimentellen Zellforschung hat seit den bahnbrechenden Untersuchungen R. Hertwigs die von ihm so genannte Kernplasmarelation steigende Beachtung und Bearbeitung erfahren. Indem man davon ausgeht, daß einmal Zellkern und Zellplasma relativ selbständige, wohl abgegrenzte Systeme darstellen, daß aber andererseits gerade ihr Zusammenwirken zur bleibenden Funktionsfähigkeit der Zelle notwendig ist, muß man sich die Frage vorlegen, ob und welchen Einfluß Störungen dieser beiden Systeme in ihren gegenseitigen Beziehungen, die sich wohl am augenfälligsten als Verschiebungen des Massenverhältnisses beider konstatieren lassen, auf das Leben der Gesamtheit ausüben. Es liegt auf der Hand, daß die bequemste Methode, die physiologischen Beziehungen beider Systeme zu erforschen, die Vergleichung der Volumina ist. Mag man damit auch vielleicht nur einen Teil dieser Wechselwirkung zwischen Kern und Plasma messend verfolgen, so gehören jedenfalls Veränderungen, die sich einmal in volumometrischen Variationen äußern, zu den bedeutenderen und müssen jedenfalls für das Zelleben centrale Bedeutung besitzen.

Die zahlreichen in dieser Richtung angestellten, von Hertwig inaugurierten Untersuchungen haben nun dargetan, daß das Verhältnis von Kern und Protoplasma, die Kernplasmarelation, unter bestimmten gegebenen Bedingungen einen ganz bestimmten Größenwert hat, den zu verändern ohne tiefgreifende Störung der Lebensvorgänge unmöglich ist. Das Hauptobjekt der Untersuchungen bildeten zunächst begreiflicherweise einzellige Organismen. An solchen Kulturen konnte man feststellen, wie auf eine Zeit lebhafter Vermehrung und hoher Vitalität eine Abnahme der Teilungsrate sowohl als der Vitalität eintrat, die als Depression bezeichnet wird. Es zeigte sich, daß die Zellkerne dieser in Depression befindlichen Tiere über die Norm vergrößert

waren, so daß also die Kernplasmarelation zugunsten des Kernes gestört war. Dieses Moment ist nun nach Hertwig die Ursache jener physiologischen Depression. War diese nicht zu tief, so konnte durch Resorption seitens des Plasma oder Ausstoßung von Kernmaterial die normale Kernplasmarelation und damit auch die alte Vitalität erreicht werden.

Endlich aber können diese Zustände, infolge des Umstandes, daß nach der Überwindung einer Depression der Kern nie mehr vollkommen reduziert wird, nicht mehr so leicht überwunden werden und es tritt Encystierung oder Konjugation ein. Diese Kernhypertrophie als Ursache von Depression und Konjugation ist nun durch die Funktion, die der Kern während des Zellebens ausübt, verursacht — sie ist eine funktionelle Hypertrophie.

Weiter konnte festgestellt werden, daß die Kernplasmarelation auch von äußeren Faktoren, insbesondere von der Temperatur beeinflußt wird und zwar ist die relative Kerngröße bei höherer Temperatur kleiner als bei tieferer. Die Untersuchungen Gerassimows an *Spirogyra* haben nun gelehrt, daß das Wachstum und die Teilung der Zelle ebenfalls von der Kernplasmarelation abhängig ist. Es zeigte sich, daß Zellen, die künstlich einen Kern von doppeltem Volumen bei der Teilung erhielten als normal, sich nicht mehr teilten, sondern zuerst auf das doppelte Plasmavolumen anwuchsen, also ihre gestörte Kernplasmarelation restituierten. Andererseits zeigen Zellen mit zu kleinem Kern, bei denen also die von Hertwig so bezeichnete Kernplasmaspannung sehr groß ist, das Bestreben, sich rasch hintereinander zu teilen.

Die Bedeutung der Kernplasmarelation für Wachstum und insbesondere für eine Theorie der Zellteilung hat als erster Hertwig erkannt. Er kam zu dem Ergebnis, daß jede Zellteilung eine Kernplasmaspannung voraussetzt, d. h. ein Mißverhältnis zwischen Kernmasse und Plasmamasse zugunsten der letzteren. »Indem das Protoplasma bei der Ernährung stärker heranwächst als der Kern«, der ein geringeres funktionelles Wachstum zeigt, kommt es dazu, »daß sich in dieser Weise allmählich ein Mißverhältnis von Kern und Protoplasma entwickelt. Hat dasselbe eine bestimmte Größe erreicht, so gewinnt der Kern die Fähigkeit, auf Kosten des Protoplasma zu wachsen und somit diesem Material zu entziehen.« Damit ist die Zelle in die Teilungsperiode eingetreten. Auf das funktionelle folgt das Teilungswachstum des Kernes, wie Hertwig diese Stadien bezeichnet hat.

Wenn wir die Prinzipien der Kernplasmarelationslehre, soweit sie für unsere Zwecke in Betracht kommen, zusammenfassen, so können wir sagen:

I. Unter bestimmten Bedingungen ist das Verhältnis von Kern und Plasma in der Zelle eine konstante, gesetzmäßige Größe, die ohne Störungen der Vitalität unter diesen Bedingungen nicht verändert werden kann.

II. Jedoch ist eben diese Relation unter veränderten äußeren Bedingungen, insbesondere bei Temperaturvariationen, in ebenso gesetzmäßiger Weise verschieden, indem der neue Größenwert der Relation ein neues Gleichgewicht, einen neuen Anpassungs- und Ausgleichzustand gemäß den veränderten Bedingungen darstellt.

III. Die Bedingung für die Zellteilung ist in einer Kernplasmaspannung gegeben, die durch eine Hypertrophie des Plasma zwischen zwei Teilungen gesetzt wird. Die Teilung ist also als ein Prozeß zur Ausgleichung von Mißverhältnissen von Kern und Plasma aufzufassen.

IV. Der Kern zeigt während jeder Zellfunktion ein funktionelles Wachstum, dieses bleibt zwar zunächst hinter dem des Plasma zurück, jedoch verändert sich im Laufe der Teilungen diese Differenz immer mehr, so daß schließlich in alten Kulturen, je intensivere Lebenstätigkeit diese entfaltet haben, je besser sie ernährt wurden, eine Verschiebung der normalen Kernplasmarelation zugunsten des Kernes erreicht ist. Eine Reduktion des Kernes ist die Folge dieser Depression, die sich auch in einer Herabsetzung der Vitalität bemerkbar macht. Diese Reduktion kann entweder durch Resorption oder durch Ausstoßung von Kernmaterial erfolgen. Nach einigen derartigen Depressionen jedoch muß es, um die tiefen Schädigungen zu überwinden, zur Encystierung oder Konjugation kommen. So lassen sich die Ursachen der Konjugation verstehen.

Diese Prinzipien werden wir zur Anwendung bringen, obwohl nicht verschwiegen werden darf, daß Einwände gegen diese Theorien, wie sie Hertwig begründet, und insbesondere von seinem Schüler Popoff ausgebaut wurde, erhoben worden sind. Insbesondere nenne ich hier Alex. Gurwitsch und Th. Moroff, Buchner hat ebenfalls eine kritische Darstellung gegeben. Auf eine kritische Besprechung dieser Einwände, sowie auf eine solche der Kernplasmarelationslehre überhaupt, kann ich hier nicht eingehen, da solches nur auf der Basis eingehender zellphysiologischer und histologischer Erörterungen, die zum Teil ins prinzipielle Gebiet überleiten würden, geschehen könnte.

Jedenfalls ist es bei neuen Prinzipien zuerst erwünscht, sie auf möglichst viele Erscheinungen als heuristische Prinzipien anzuwenden und so das extreme Leistungsfeld jener Lehre kennen zu lernen. Mag man über die Bedeutung der Hertwigschen Theorien denken wie man will, eines steht fest, daß wir es in Zellkern und Zellplasma mit zwei relativ gegeneinander abgegrenzten Systemen zu tun haben, die gegenseitig in

Stoff und Energieaustausch stehen. Diese Wechselwirkung strebt einem relativen Gleichgewichtszustand entgegen, der darauf beruht, daß sich die gegenseitige Stoff- und Energieabgabe das Gleichgewicht hält. Dieser Zustand kann durch äußere Faktoren, aber auch dadurch gestört werden, daß sich aus diesem Wechselverhältnis selbst differenzielle Störungen herleiten, die eine Umgruppierung der Systembeziehungen notwendig machen. Mögen es nun äußere oder innere Ursachen sein, diese Gleichgewichtsstörung muß dadurch zustande kommen, daß nach Art reversibler chemischer Reaktionen[1]) das Gleichgewicht zugunsten eines der beiden Systeme (Phasen!) verschoben wird; dieser neue Zustand ist dann für bestimmte Bedingungen normal und stellt das neue Gleichgewicht dar. Die Störungen erklären die Depressionserscheinungen der Zellen.

Folgende Gesichtspunkte scheinen mir außerdem der Beachtung wert. Für die Funktion der Zelle als Ganzes, also für ihre Lebensfähigkeit, ist der Wert dieses Gleichgewichts aber nicht gleichgültig, wenn dieses auch der für bestimmte äußere Bedingungen normalen Größe entsprechen mag, denn eine bestimmte Kernplasmarelation, also auch bestimmte äußere Bedingungen entsprechen den schlechthin optimalen Lebensbedingungen. Jeder andere Wert der Kernplasmarelation stellt zwar auch ein Gleichgewicht unter den gegebenen Bedingungen dar, ohne jedoch für die Lebensprozesse als Ganzes gleich günstig zu sein, weil eben, um in der chemischen Sprache zu reden, die eine Phase zu sehr auf Kosten der andern zugenommen hat und, wenn man die Gesamteigenschaften beider Phasen betrachtet, diese natürlich nun eine Änderung erfahren haben müssen.

Bei extremen Störungen des Gleichgewichts, sei es durch äußere oder im System selbst gelegene Faktoren, kann es aber außerhalb der Möglichkeit liegen, daß sich Kern und Plasma auf ein neues Gleichgewicht einstellen, denn die Gesamtheit beider Systeme stellt ein relativ starres System dar, das in seinen Teilen zwar geringe Verschiebungen duldet und demgemäß sich auf ein neues Gleichgewicht einstellt, das aber allzugroße Labilität und Umordnungsfähigkeit nicht besitzt. So werden allzustarke Veränderungen, auch wenn sie auf ein neues Gleichgewicht gerichtet sein mögen, noch ehe dieses erreicht wird, so starke Abweichungen der Systemverhältnisse bewirken, daß dadurch das Systemgleichgewicht, der Zusammenhang der einzelnen Teile ganz auseinander gerissen wird, d. h. die Zelle wird degenerativen und nekrotischen Prozessen erliegen. Die Relation beider Systeme (Kern und Plasma), ja überhaupt aller einzelnen vitalen Teilprozesse, darf sich eben nicht zu sehr vom Normalpunkt ent-

[1]) Vgl. die Arbeit von DEMOLL und STROHL.

fernen, auch wenn die dadurch eingeleiteten Prozesse auf ein neues Gleichgewicht entsprechend den neuen Bedingungen hinsteuern.

Fassen wir zusammen, so können wir ungeachtet aller Schwierigkeiten, die der weiteren Anwendung der Lehre auf speziellere Probleme entgegenstehen mögen, folgendes als für unsre Zwecke feststehend betrachten, wobei nicht übersehen werden darf, daß auch die übrigen Prinzipien der Kernplasmarelationslehre sich durchgehends als für unsere Probleme anwendbar und fruchtbar erweisen: Kern und Plasma lassen sich nach Analogie mit chemischen Prozessen als zwei Phasen betrachten, welche Phasen in ihrer Gesamtheit das Leben als solches darstellen und die sich in einem Gleichgewicht befinden, dessen absoluter Wert unter bestimmten Bedingungen ein bestimmter ist. Die relative Größe beider Phasen ist also eine Funktion äußerer und innerer Bedingungen, jedoch ist der absolute Wert der Größe beider Systeme, wenn sich auch ihre Relation den gegebenen Bedingungen entsprechend eingestellt hat, für die Lebensprozesse als Ganzes keineswegs gleichgültig, welche bei einer bestimmten Relation und wohl auch bei einer bestimmten absoluten Ausdehnung — wie ich mit Verworn annehme — ihr Optimum haben. Verschiebungen von diesem Optimum der Relation und absoluten Größe, wenn sie auch der Ausdruck notwendiger Einstellvorgänge auf neue Faktoren sind, sind um so ungünstiger, je weiter sie sich vom gegebenen Optimum entfernen. Diese Tatsache wird für die Erklärung der Eurythermie bzw. Stenothermie von Wichtigkeit sein, welche Eigenschaften man so auf zellularhistologische Faktoren reduzieren kann.

Material und Methode.

Das Material zu dieser Untersuchung über die periodische Änderung der Kernplasmarelation und über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zum Plasma stammt aus Teichen der Umgebung von Graz und wurde in den Jahren 1912—1915 gesammelt. Um nun zu untersuchen, ob nicht auch Ceratien aus verschiedenen Seen, infolge habitueller Temperaturunterschiede der betreffenden Gewässer, bestimmte ebenfalls habituelle Beziehungen ihrer Kernplasmarelation zur Temperatur des Aufenthaltsortes aufweisen, wurden auch Seen mit stark verschiedenem Temperaturmittel, aus denen Material in den Jahren 1911—1914 gesammelt worden war, untersucht. Diese Untersuchung konnte selbstverständlich nur von untergeordneter Bedeutung sein, da ja auch andere Faktoren als die Temperatur auf die Kernplasmarelation Einfluß haben könnten und auch in den einzelnen Seen verschiedene wohl unterscheidbare Rassen gefunden werden.

Die Fixierung des Materials war mit 5% Formalin, die Konservierung in 90% Alkohol erfolgt — ein leider nicht ganz einwandfreies Verfahren, das jedoch wenigstens einwandfreie Vergleichsresultate, auf die es hier ankommt, geben muß. Die Präparate wurden mit Hämalaun nach Mayer gefärbt, womit es möglich war, binnen kürzester Zeit eine tadellos reine und spezielle Kernfärbung zu erhalten. Hierauf erfolgte Überführung in Glycerin steigender Konzentration; untersucht wurde in 50% Glycerin.

Die Grundlagen der Messungen bildeten Zeichnungen, die in großer Anzahl bei 380facher Vergrößerung mittelst Zeichenapparat entworfen wurden. Bei der Kernmessung ging ich folgendermaßen zu Werke: Mittels Spitzenzirkel wurde die Länge der einzelnen Kerne auf einer Geraden nacheinander aufgetragen, dann die Gesamtlänge der einzelnen Teilstücke abgemessen und aus der so gefundenen Summe der Kernlängen die mittlere Kernlänge berechnet. Gleicherweise wurde die mittlere Kernbreite bestimmt. Auf diese Art konnten viel genauere Resultate erzielt werden, als wenn man jeden Kern für sich mit dem Maßstab ausgemessen hätte, da eine exakte Feststellung der kleineren Millimeterbruchteile unmöglich ist, hingegen reduzieren sich die Messungsfehler bei meinem Verfahren außerordentlich. Meistens besitzt der Kern ziemlich genau ellipsoide Gestalt, war das nicht der Fall (was insbesondere bei der Bestimmung der Kernbreite ins Gewicht fiel), so wurde schätzungsweise die mittlere Kernbreite des betreffenden Objektes festgestellt. Eigentlich wäre auch die Feststellung der Kerndicke nötig gewesen, da es sich bei der Kernplasmarelation um den Vergleich von Volumina und nicht von Flächen handelt. Jedoch stieß eine exakte Bestimmung auf große Schwierigkeiten, unter anderem da der Kern bei seitlicher Lage der Zelle infolge der Beschaffenheit des Zellpanzers nicht scharf genug hervortritt, so daß ich also von einer Messung der Tiefendimension des Kernes Abstand nahm.

Rhoda Erdmann hat darauf hingewiesen und das in einer interessanten Arbeit auch durchgeführt, daß es bei einer Feststellung der Kerngröße im wesentlichen auf die Bestimmung des Volumens der Chromosomen ankomme, da durch Imbibition das Kernvolumen bedeutenden Schwankungen ausgesetzt sein könne. Überhaupt drückt die »Chromosomenplasmarelation« (Erdmann) das noch präziser aus, was die Kernplasmarelation besagt. Für meine Objekte kommt das aber wohl nicht so sehr in Betracht — ganz abgesehen von der Unmöglichkeit, bei Ceratium das Chromosomenvolumen zu bestimmen — da wir es hier mit einem ziemlich kompakten Kern zu tun haben und andrerseits auch der bei Metazoen wichtige Faktor wegfällt, daß im Laufe der individuellen Ent-

wicklung das Verhältnis der Chromosomensubstanz zum Kernvolumen bestimmten Variationen ausgesetzt ist (vgl. diesbezüglich die Arbeiten Erdmanns).

Eine schwierige Sache war die Feststellung der Gesamtgröße der Ceratiumzelle. Auch hier wurden nur Zeichnungen zugrunde gelegt. Auf eine mathematische Berechnung der Flächengröße aus einzelnen Dimensionen mußte wohl unbedingt verzichtet werden. Ich stellte deshalb die mittleren Werte der hauptsächlichsten Zelldimensionen fest (siehe Tabelle), so die Hornlängen und den Breitendurchmesser der Zelle. Hierauf wurden aus den Zeichnungen einige derjenigen ausgewählt, die den Mittelwerten in jeder Beziehung entsprachen und auch sonst mit dem für den betreffenden Fang charakteristischen Habitus der Ceratien übereinstimmten. Diese Formen wurden nun auf Karton gezeichnet, dann ausgeschnitten und genau abgewogen. Ein Vergleich der Wägungsresultate der Individuen desselben Fanges, die auf diese Weise gewonnen wurden, ergab hinreichende Übereinstimmung, so daß diese Methode der Bestimmung des mittleren Gewichtes als recht genau bzw. als die bei angemessener Zeit einzig mögliche bezeichnet werden muß. Selbstverständlich wurden alle Formen aus demselben Kartonstück ausgeschnitten, auch hatte ich mich eher überzeugt, daß entsprechenden Oberflächenstücken dieses Kartons mit hinreichender Übereinstimmung auch ein gleiches Gewicht entspricht.

Aus dem so gefundenen mittleren Wert für das Gewicht der Formen wurde nun leicht die Oberfläche der gezeichneten Formen in qmm berechnet[1]).

Zu den Tabellen ist zu bemerken, daß alle absoluten Maße in Millimetern der Zeichnungen angegeben sind, die bei 380facher Vergrößerung (Objectiv 5, Ocular 4, C. Reichert) hergestellt worden waren. Die Zeichnungen dienen teils zur Illustrierung der Tabellenwerte, teils dienen sie zu Erläuterungen über die Verhältnisse der Kernlage zu lokalisierten Wachstumsprozessen oder der individuellen Variation von Kern und Plasma.

I.

Ceratium hirundinella O. F. M.

Zunächst einige Bemerkungen über Beschaffenheit, Gestalt und Lage des Kernes und Plasmas, sowie über die Hauptmomente der Zell- und

---

[1]) Eine eingehende Darstellung der Berechnungsmethoden für die Kernplasmarelation, die sich allerdings auf die regelmäßigen Zellen von Echinodermen bezieht, hat O. Koehler geliefert. Dort finden sich auch Diskussionen über Fehlerquellen, sowie eine mathematische Formulierung der Prinzipien der Kernplasmarelationslehre.

Kernteilung, wobei ich die Angaben LAUTERBORNS zugrunde lege. Die ganze Zelle ist bis in die Spitzen der Hörner mit Protoplasma erfüllt, das eine Scheidung in Ekto- und Endoplasma nicht erkennen läßt. Die Chromatophoren stellen rundliche bis ovale, gelbliche bis olivenbraune oder rein braune Scheibchen dar und liegen in erster Linie an der Zellperipherie. Außerdem finden sich farblose Fettkugeln in sehr verschieden großer Menge, manchmal so zahlreich, daß das Protoplasma ganz davon erfüllt ist und den Eindruck macht, als bestände es selbst aus lauter Fettkugeln. Diese Erscheinung erwähnt auch JOLLOS bei marinen Arten. Ich konnte sie ebenfalls oft beobachten und verzeichne diese Tatsache hier nur, um später auf einige theoretische Konsequenzen, die aus verwandten Erscheinungen gezogen wurden, zu verweisen.

Der Kern besitzt einen feinmaschigen, netzig-wabigen Aufbau, 1—4 Nucleolen. Eine Kernmembran ist nicht nachzuweisen. Aus verschiedenen Gründen sind die Angaben LAUTERBORNS über die Teilung für uns wichtig. Die Kernteilung (nach LAUTERBORN eine Art Zwischenform zwischen der direkten und karyokinetischen Teilung) findet von Mitternacht bis 8 Uhr morgens statt. Die Zellteilung erfolgt dann in den Vormittagsstunden, jedoch findet man auch zu anderen Tageszeiten vereinzelte in Teilung begriffene Individuen. Der Teilung des Kernes geht eine Volumvergrößerung voraus[1]), die wahrscheinlich auf osmotische Prozesse zurückzuführen ist, der Kern orientiert sich dabei so, daß seine Längsachse von rechts oben nach links unten verläuft und mit der Hauptachse der Zelle etwa einen Winkel von 45° einschließt. In derselben Richtung erfolgt dann auch die Kern- und Zellteilung.

Für unsere Kernmessungen muß es nun in Anbetracht des Kernwachstums knapp vor der Teilung von großer Bedeutung sein, daß bei einem Vergleich immer nur solche Zellen gemessen werden, die einen ruhenden Kern besitzen. Außerdem wird es auch nötig sein, immer zu derselben Tageszeit zu fischen, damit nur Zellen, die einen Kern und ein Plasma gleichen funktionellen Wachstumsstadiums besitzen, zur Messung gelangen. In den von mir untersuchten Fängen[2]), die alle in der Zeit von 8 bis 1 Uhr gemacht worden waren, habe ich weder Zell- noch Kernteilungen jemals, außer in ganz vereinzelten Fällen, beobachtet. Es muß ganz besonders hervorgehoben werden, daß in demselben Gewässer die Fänge immer zur selben Zeit ausgeführt wurden. Es sind in Anbetracht

---

[1]) Dieser Prozeß dürfte dem analog sein, der in den Arbeiten HERTWIGS und POPOFFS u. a. A. als »Teilungswachstum« des Kernes bezeichnet wird.

[2]) Diese Angabe gilt nur für die variationsstatistischen Untersuchungen in den Teichen.

der Fangzeit und des Fehlens von Teilungsstadien zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder die Teilungen sind zur Zeit des Fanges schon ganz abgeschlossen gewesen, oder die Kernteilung war erst in Vorbereitung. Letzteres halte ich für unmöglich, da die Kernteilung nach übereinstimmenden Angaben in der Nacht erfolgt, meine Fänge aber vom Vormittag stammen. Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß die Kernteilung schon um Mitternacht stattfand und auch die Zellteilung bis zu Beginn des Vormittags schon abgeschlossen war, so daß also meist neugeteilte Individuen, die jedoch die Regeneration der fehlenden Teile schon vollendet hatten, zur Messung gelangen mußten.

A. Über die cyclische Variation der Kernplasmarelation und die Temporalvariation der Zellgröße und Frequenz.

In nachfolgender Tabelle finden sich die für jedes Fangdatum berechneten Mittelwerte, sämtlich in Millimetern ausgedrückt. Die Bezeichnungsweise der Hörner mit Buchstaben ist mit der von Krause identisch. Bezüglich der Rubrik »mittleres Gewicht« verweise ich auf die anhangsgegebene Darstellung der Methodik. Die Kernplasmarelation wurde nicht, wie das vielfach üblich ist, durch Division der Plasmagröße durch die Kerngröße erhalten, sondern umgekehrt, also geben die Werte die Variation der Kerngröße, bezogen auf eine Zellgröße = 1 an. Die Teichbezeichnungen wurden der Generalstabskarte entnommen.

So lückenhaft diese Anfstellungen auch sein mögen, so zeigen sie doch folgendes m. E. mit ziemlicher Deutlichkeit. Die den Zellen entsprechenden Formen sind nachstehend wiedergegeben (Figur 1—12, Tafel XIX).

Die Kerngröße, ausgedrückt als Produkt von Länge und Breite, ist ziemlich starken Variationen unterworfen, die jedoch, solange man nur die absoluten Maße betrachtet, keinerlei Gesetzmäßigkeit zeigen, da auch die Oberfläche der Zelle, die Zellgröße, großen Variationen unterworfen ist, die jedoch ebenfalls in unseren Fällen keine eindeutig zu definierende Temporalvariation zeigen. Dagegen zeigt sich, daß die Kernplasmarelation eine auffallende und mit einer Ausnahme durchgreifende Abhängigkeit von der Temperatur zeigt, indem sie derselben ganz im Sinne der Hertwigschen Kernplasmarelationslehre umgekehrt proportional ist. Eine Ausnahme macht nur der Wundschuh-Teich II, der das entgegengesetzte Verhalten, und der Auer-Teich, der auch bei der herbstlichen Temperaturerhöhung eine weitere Abnahme der relativen Kerngröße zeigt. Das darf uns im allgemeinen nicht überraschen — im

Tabelle I. Cyclische Variation der Zell- und Kerngröße.

Teichname	Fangdatum	Kernmaße			b	a	c	d	Gewicht der Zelle in mg	Oberfläche der Zelle in mm²	Kernplasma-relation	Häufigkeit des Vorkommens	Wassertemperat. in ° C
		Länge	Breite	Fläche mm²									
Wundschuh-Teich I	3. V. 13	7,0	5,0	35,0	47	23	52	36	172	602	0,0581	selten	15°
	16. VII. 13	8,6	5,3	45,5	63	22	48	30	181	633	0,0718	verstreut	22°
	17. IX. 13	8,0	5,4	43,5	53	20	43	27	143	500	0,0860	zahlreich	18°
Wundschuh-Teich II	16. VII. 13	7,0	4,9	34,3	48	19	37	27	132	462	0,0746	vorherrsehend	22°
	17. IX. 13	5,5–7,2	4,7–5,0	31,4	53	20	41	26	141	493	0,0636	verstreut	18°
Steindorf-Teich I	16. VII. 13	8,0	5,5	44,0	62	20	51	28	184	644	0,0683	zahlreich	22°
	17. IX. 13	8,0	5,3	42,4	55	20	44	26	167	584	0,0725	zahlreich	18°
	26. X. 13	8,6	5,3	45,6	51	21	39	23	167	584	0,0780	vorherrsehend	11°
Steindorf-Teich II	16. VII. 13	7,6	5,4	41,0	49	18	39	23	137	499	0,0800	ziemlieh häufig	22°
	17. IX. 13	7,5	5,5	41,3	44	18	34	21	130	455	0,0907	ziemlich häufig	18°
Auerteich	3. VI. 15	8,2	5,7	46,7	59	22	43	27	166	581	0,0804	verstreut	18°
	7. VII. 15	7,6	5,0	38,0	48	21	37	26	139	486	0,0780	häufig	25°
	4. VIII. 15	7,9	5,2	41,0	54	21	42	27	157	549	0,0740	ziemlich zahlreich	20°
	1. IX. 15	8,0	5,0	40,0	55	22	41	26	166	581	0,0680	ziemlich zahlreich	18°

Gegenteil ein durchgehendes Übereinstimmen wäre auffallend — da diejenigen Faktoren, die diese Relation bestimmen, jedenfalls zahlreiche sind und andererseits eben diese Faktoren zunächst bei freilebenden Planktonten nicht in Rechnung gezogen werden können, sondern zunächst eben scheinbare Ausnahmen bedingen; denn an der Gültigkeit der Temperaturregel für die Kernplasmarelation kann nicht gezweifelt werden. Auffällig ist an meinen Ceratien, daß sie keine besonders gut ausgeprägte Temporalvariation der Größe zeigen, jedoch konnte ähnliches auch von anderen Autoren beobachtet werden. Wahrscheinlich verschleiern andere Einflüsse — Ernährung, wechselnde Zusammensetzung des Wassers (Guyer) und andere Faktoren — die Temporalvariation, die sich bei *Ceratium* als Temperaturvariation darzustellen pflegt.

Trotz alledem können wir das für uns wesentliche feststellen, daß bei *Ceratium* die Kernplasmarelation unter sonst konstanten Bedingungen der Höhe der Wassertemperatur umgekehrt proportional ist und daß sich dieser Einfluß der Temperatur trotz anderer Faktoren meistens mehr oder weniger deutlich tatsächlich zu erkennen gibt. Hiermit erhalten wir die Berechtigung, die Kernplasmarelationslehre mit all ihren Konsequenzen als heuristisches Prinzip zur Erklärung andrer Erscheinungen bei *Ceratium* herauzuziehen.

Es fragt sich nun, welches Licht die Prinzipien der Kernplasmarelationslehre auf das Problem der Cyclomorphose und des Frequenzverlaufes dieser Form werfen.

Von den meisten Beobachtern — ich nenne hier nur Ammann, Bachmann, Brutschy, Entz, Guyer, Huber, Lemmermann, List, Wesenberg-Lund — wird übereinstimmend angegeben, daß *Ceratium hirundinella* im Sommer kleiner ist als im Frühjahr und Herbst[1]). Jedoch sind sie bei ihrem ersten Auftreten im Frühjahr noch kleiner und nehmen dann erst im Mai und Juni an Größe zu (Wesenberg-Lund). In den Sommermonaten findet dann meist das Frequenzmaximum statt, welches bis in den Herbstanfang dauern bzw. sich mehr gegen diesen Zeitpunkt verschieben kann. So haben wir es in *Ceratium hirundinella* mit einem typischen Warmwasserorganismus zu tun. Die Erklärungen der Temporalvariation, insbesondere der der Größe, suchen diese Autoren teilweise als nützliche Abänderungen, also Anpassungserscheinungen an die veränderten Schwebebedingungen zu verstehen. Teilweise finden auch andere Erklärungsprinzipien Verwendung.

---

[1]) Manchmal findet sich auch das gegenteilige Verhalten in der Literatur beschrieben.

So sind nach AMMANN »Vergrößerung der Formen im Frühjahr und Spreitzung als Anpassungen, Reduktion der Größe und der Hörnchen als unmittelbare Folge intensiver Vermehrung« aufzufassen. ENTZ schreibt die Diminution des Körpers und der Hörner einer Wachstumshemmung bei der Teilung zu. BACHMANN sucht die Größe in Abhängigkeit von der Fortpflanzungsintensität zu bringen: »Es ist nun bekannt, daß viele physiologische Vorgänge in Kurvenform verlaufen, so namentlich die Teilung von Zellen und das Wachstum in Kurvenform, bei welcher deutlich ein Ansteigen und Abfallen beobachtet wird. Wenn wir nun in der Periodicitätstabelle von *Ceratium* die Entwicklung vom April bis Mai ansteigend, im Juli und August das Maximum erreichen sehen, würde es nicht mit den allgemein physiologischen Wachstumserscheinungen in Übereinstimmung stehen, daß auf diese aufsteigende Linie der Teilungserscheinungen gerade das Maximum des Wachstums eintreten müßte? Und ebenso verständlich wäre es uns, daß gerade zu der Zeit des Teilungsmaximums die Wachstumsabnahme stattfinden würde, in einer Zeit, wo die neuen Teilungen sich so rasch folgen, daß für eine reichliche Wachstumserscheinung keine Zeit übrig bleibt?« Diese Darlegung ist jedenfalls richtig und stellt eine wirkliche Erklärung dar; wenn die Frequenzsteigerung auf Nahrungsüberschuß beruht, dann gehen natürlich Größenwachstum und Frequenzzunahme zunächst parallel. Beachtet man jedoch die Temperatur — und diese scheint mir besonders wesentlich zu sein — so läßt sich ein tieferliegender Grund jener Erscheinungen finden.

Zunächst also die Frage: Wie kann die Frequenzkurve bei *Ceratium*, die meist in der von WESENBERG-LUND beobachteten Weise verläuft, erklärt werden, wenn wir Ernährung und andere Einflüsse konstant setzten und als äußere Variable die Temperatur annehmen?

Zunächst werden alle chemischen Prozesse, daher auch Assimilation und Dissimilation durch höhere Temperatur beschleunigt, und zwar bei einer Erhöhung von 10° um das 2—3fache. Dieses Gesetz wurde von VAN'T HOFF für chemische Prozesse aufgestellt und darnach auch für viele komplexe Lebensprozesse bestätigt gefunden[1]). Allerdings geht die Steigerung der Lebensprozesse nur bis zu einem bestimmten Punkt, dessen Lage je nach dem Objekt verschieden ist, aber um 25° liegt. Ist dieser erreicht, machen sich schädigende Einflüsse der Temperatur immer stärker geltend, so daß Reduktion der Lebenserscheinungen eintritt. Dieser Punkt darf nicht mit dem Temperaturoptimum eines Organismus verwechselt

[1]) Siehe u. a. die Arbeit von KANITZ.

werden: er ist der Umschlagspunkt, an dem sich der die Lebensprozesse als ganzes beschleunigende Einfluß höherer Temperaturen in das Gegenteil umwandelt, also näher dem Punkt der Wärmestarre gewisser Organismen liegt. Dieser hemmende Einfluß zu hoher Temperatur beruht offenbar darauf, daß das Stoffwechselgleichgewicht infolge selektiven Einflusses veränderter Temperaturbedingungen allzusehr zugunsten einiger Reaktionsabläufe verschoben wird, während andere Vitalprozesse herabgedrückt werden (Analogie mit der chemischen Phasenregel!). Durch diese Verschiebung des Reaktionsgleichgewichtes, welches zwar bei jeder Temperaturänderung eintreten muß, aber bei geringeren Variationen innerhalb der für das Gesamtleben möglichen Abänderungen fällt, wird nun Funktionsunfähigkeit der Zelle und Tod herbeigeführt.

Schon vor dem oben besprochenen Umschlagspunkt, an dem die Temperatur ihre beschleunigende Wirkung zum Gegenteil verwandelt, haben die Lebensprozesse durch gleiche, proportionale Temperaturerhöhung immer geringere Accelerationen erfahren, wie das Peter in seiner Arbeit hervorhebt.

Diese Faktoren machen es teilweise erklärlich, warum gegen den Sommer eine oft so gewaltige Zunahme der Ceratien erfolgt. Aber diese Erhöhung der Temperatur würde allein noch nicht genügen, denn *Ceratium cornutum* zeigt das entgegengesetzte Verhalten. Der zweite notwendige Faktor ist der spezifische Stoffwechsel und die Organisation des jeweiligen Organismus. Die Gesamtheit der einzelnen Stoffwechselprozesse findet das Optimum ihres Ineinandergreifens bei höherer Temperatur. Dann aber liegt eben jener Umschlagspunkt der Temperatur, von dem wir früher sprachen, bei *Ceratium hirundinella* höher als bei *Cerat. cornutum*. Endlich ist ein Faktor maßgebend, der morphologisch faßbar ist. Die Zellteilungen erfolgen in der Wärme rascher aufeinander, weil das Wachstum zwischen zwei Teilungen geringer ist und das ist durch die Kernplasmarelationsverhältnisse bedingt. An dieser Stelle verweise ich bloß darauf, da wir uns später ausführlicher damit zu beschäftigen haben werden.

Versuchen wir nun den Gang des Variationscyclus sowie die Abänderungen der Kernplasmarelation zueinander in Beziehung zu setzen, wobei sie besonders die Temperatur als cyclisch variablen Faktor berücksichtigen.

Beginnen wir mit der Cyste. Nach Hertwig geht bei der Encystierung eine Kernreduktion von statten, indem der infolge der langen funktionellen Tätigkeit während der vielen Zellteilungen stark hypertrophierte Kern aufgelöst wird oder Chromatinbrocken ins Plasma ausstößt, die dieses oft

bräunlich verfärben und dann vom Plasma resorbiert werden. Man müßte also auch bei *Ceratium* in der Cyste einen relativ kleineren Kern auffinden als bei den freilebenden Individuen im Herbst. Eine diesbezügliche Untersuchung wäre von großem Wert; mir standen leider keine Ceratiencysten zur Verfügung[1]). Jedoch finden wir insofern eine Bestätigung der HERTWIGschen Theorie auch bei unserem Objekt als ein dreihörniges, wohl vor kurzem aus der Cyste gekrochenes Exemplar (Figur 1, Tafel XIX), das am 3. Mai im Wundschuh-Teich I gefunden wurde und eine auffallend geringe Kernplasmarelation aufwies (siehe auch die frühere Tabelle I).

Die Ceratien haben also, wenn sie aus der Cyste kommen, offenbar einen relativ kleinen Kern und auch sonst, wenn wir die Angaben der Autoren zugrunde legen, geringe Größe. Sie kommen nun in ein Wasser von niederer Temperatur, dadurch muß, wie wir wissen, die Kernplasmarelation zugunsten des Kernes verschoben werden. Aber infolge der niederen Temperatur wird auch eine Vergrößerung der gesamten Zelle stattfinden — das konnte allgemein bei *Ceratium* konstatiert werden — welche allerdings, wie alle dimensionalen Reaktionen, bei *Ceratium* infolge des Panzers wohl erst im Laufe einiger Teilungsreorganisationen erfolgen wird. Diese Vergrößerung der Zellen in der Kälte ist eine ganz generelle biologische Erscheinung und allgemein bekannt. Dieser Impuls zur Vergrößerung ist so stark, daß nach Versuchen POPOFFS am Infusor *Frontonia leucas* schon binnen 3 Stunden ein bedeutender Unterschied in der Zellgröße der Kälteexemplare gegenüber denen, die in der höheren Temperatur verblieben waren, festgestellt werden konnte.

Ist nun die Lehre von der Kernplasmarelation imstande, diese Größenzunahme bei tieferer Temperatur zu erklären?

Zur Beantwortung dieser Frage geht POPOFF, der dieses Problem eingehend studierte, davon aus, daß, wenn nach vollendeter Teilung eine Zelle aus der Wärme in die Kälte — selbstverständlich unter den nötigen Kautelen, um eine Schädigung durch den Temperatursturz zu vermeiden — gebracht wird, der Kern im weiteren Verlauf nicht nur ein funktionelles Wachstum zeigt, wie das auch in der Wärme nach einer Zellteilung zu geschehen pflegt, sondern außerdem unter dem unmittelbaren Einfluß der tieferen Temperatur, die eine größere Kernplasmarelation fordert, so lange an Masse und Volumen zunimmt, bis die für die betreffende Temperatur charakteristische Kernplasmarelation erreicht ist. Aber auch das Plasma pflegt zwischen zwei Zellteilungen unerachtet der Temperatur heran-

---

[1]) Neuerdings konnte ich an einigen Cysten tatsächlich einen relativ kleineren Kern nachweisen als bei den freien Ceratien.

zuwachsen und zwar im allgemeinen stärker als der Kern, so daß schließlich ein Mißverhältnis in der Relation von Kern und Plasma resultieren muß — die Kernplasmaspannung — wodurch die Teilung eingeleitet wird. Obgleich nun die Kernplasmaspannung in der Kälte geringer ist als in der Wärme — (d. h. obgleich der Unterschied in der Größe beider Systeme, der die Teilung auslöst, in der Kälte geringer als in der Wärme ist) — wird dennoch dieser Zustand infolge des extremen Kernwachstums in der Kälte hinausgeschoben, d. h. das Plasma muß länger und intensiver wachsen als in der Wärme, um dadurch, daß es die Kernplasmarelation trotz des intensiven Kernwachstums zu seinen (des Plasmas) Gunsten verschiebt, den Anstoß zur Teilung zu geben. Popoff äußert sich diesbezüglich nach Besprechung seiner *Frontonia leucas*-Kulturen (ich lasse die Stelle ihrer Wichtigkeit halber wörtlich folgen) folgendermaßen: »Infolgedessen (weil der Kern unter dem direkten Einfluß der niederen Temperatur nicht nur funktionell nach der Teilung wächst, H.) steigt die Kernplasmarelation nicht so rasch zugunsten des Protoplasma, wie es der Fall gewesen wäre, wenn das Infusor bei der Temperatur von 25° C weiter kultiviert worden wäre, in welch letzterem Falle zur Erreichung der Kernplasmaspannung bei der Teilung der Zelle nur funktionelles Kernwachstum in Betracht kommen würde. Die Zelle muß daher bei Erniedrigung der Temperatur längere Zeit funktionieren, bis sie zur Kernplasmaspannung kommt, welche die Teilung verursacht. Um diesen Punkt zu erreichen, muß das Plasma der stärkeren Zunahme des Kernes gemäß mehr an Größe anwachsen, als dies der Fall bei der konstanten höheren Temperatur ist. Das Plasmawachstum muß einem aus zwei Ursachen bedingten Wachstum des Kernes gerecht werden. Die Zelle wird infolgedessen eine beträchtlich höhere Teilungsgröße erreichen.«

So treffend sicher diese Erörterungen sind und so sicher ich, in Anbetracht der breiten experimentellen Grundlagen, glaube, daß sie einen der wesentlichsten Gesichtspunkte treffen, so glaube ich dennoch kurz einige andre Gesichtspunkte erwähnen zu müssen, wobei es vielleicht möglich ist, daß diese das Geschehen nur von einem anderen Gesichtspunkt aus betrachten. Zunächst wäre es möglich, daß die Assimilations- und Dissimilationsphase des Stoffwechsels von der Temperatur in verschiedener Weise beeinflußt wird. Man müßte dann annehmen, daß innerhalb gewisser Grenzen durch höhere Temperatur dissimilatorisches Geschehen begünstigt, und daß niedrige Temperatur umgekehrt wirkt. In Anbetracht des Faktums, daß wir es im Wachstum und der Assimilation mit Prozessen zu tun haben, die vorwiegend unter Energieaufwand mit entsprechender Wärmetönung verlaufen, und die Dissimilation vorwiegend die entgegen-

gesetzten energetischen und kalorischen Eigenschaften zeigt, könnte man die verschiedene Größe vielleicht einmal auf rein physikalisch-chemische Art zu erklären versuchen.

Mit Verworn möchte ich außerdem noch die Tatsache betonen, daß, während der Inhalt einer Zelle im Wachstum mit der dritten Potenz zunimmt, die Oberfläche dies nur mit der zweiten Potenz tut. Nehmen wir nun an, daß sowohl für Plasma als auch für den Zellkern wie auch für die Beziehungen beider zueinander ein bestimmtes Verhältnis von Oberfläche zu Volumen in Anbetracht des Stoffwechsels als Optimum besteht, so wäre in einem allzustarken Wachstum der Zelle und des Kerns, dadurch, daß der Stoffaustausch durch die relative Verkleinerung der Oberflächen erschwert wird, zugleich auch ein Teilungsgrund gegeben.

Nach dieser Abschweifung kehren wir wieder zum Variationscyclus von *Cerat. hirundinella* zurück.

Wir haben also gesehen, daß notwendig die ursprünglich kleinzelligen und kleinkernigen Ceratien an Größe zunehmen, und daß auch die Kernplasmarelation wachsen muß. Es tritt nun eine langsame Erhöhung der Wassertemperatur ein und diese wird, solange sie noch keine zu hohe ist, einmal eine bedeutende Beschleunigung der Fortpflanzungsrate und des Wachstums, schon allein dadurch, daß sie physiologische Vorgänge überhaupt beschleunigt, hervorrufen, dann aber wird auch die Kernplasmarelation herabgesetzt werden, denn das Plasma ist bei höherer Temperatur diejenige Phase (um einen Ausdruck der Chemie zu gebrauchen), die in ihrer Ausdehnung gegenüber der anderen (Kern) begünstigt wird, oder cellularphysiologisch ausgedrückt: das Plasma besitzt bei höherer Temperatur eine erhöhte Attraktions- und Resorptionsfähigkeit gegenüber dem Kern[1]).

Diejenigen Störungen im Stoffwechselprozeß, die zur Zellteilung führen und als deren morphologischen Ausdruck wir die Kernplasmarelation ansehen, werden bei erhöhter Temperatur schon eher eintreten infolge des geringeren Kernwachstums und dadurch wird auch eine Verkleinerung bzw. eine Steigerung der Teilungsrate resultieren. Es gelten so die umgekehrten Verhältnisse, wie sie früher einer eingehenden Darlegung unterzogen wurden.

---

[1]) Der große Kältekern muß also mit zunehmender Temperatur reduziert werden, was in unserem Falle wahrscheinlich nicht durch Abstoßung von Chromatinbrocken ins Plasma, sondern durch direkte Resorption erfolgt. Außerdem aber wird eine relative Verkleinerung dadurch erzielt, daß das Kernwachstum nach einer Teilung relativ geringer sein wird.

Es fragt sich nun, in welchem Zusammenhang stehen Frequenzmaximum, Größen- und Kernplasmarelations-Minimum in zeitlicher Beziehung? Die Kernplasmarelation verkleinert sich jedenfalls immer mit steigender Temperatur, ebenso wird sich auch die Größe verhalten. Das Frequenzmaximum jedoch wird auf die Dauer im allgemeinen mit dem Optimum der Temperatur zusammenfallen bzw. diesem unmittelbar folgen. Diesem Temperaturoptimum, bei dem die Lebenserscheinungen dauernd auf der höchsten Stufe der Intensität ablaufen, muß als cellularphysiologischer Ausdruck eine Kernplasmarelation entsprechen, die einerseits die notwendige Funktion dieser Temperatureinwirkung ist, andererseits diejenigen Verhältnisse darstellt, bei welchen die Lebensvorgänge dauernd am besten ablaufen. Steigt die Temperatur über dieses Optimum hinaus, so wird zunächst vielleicht eine weitere Frequenzsteigerung bemerkbar sein, welche auf die bei höherer Temperatur sich steigernde Schnelligkeit aller Vitalprozesse, also auch des Wachstums und der Zellteilung, zurückzuführen ist. Jedoch werden sich infolge dieser abnormen Teilungsrate bei nicht mehr optimalen Temperaturbedingungen Schädigungen der Zellfunktion bzw. Verschiebungen der Kernplasmarelation einstellen, die sekundär eine Herabminderung der Frequenz bestimmen. Endlich sind Temperaturbedingungen denkbar, bei denen auch zunächst nicht noch eine Frequenzsteigerung einsetzt, sondern infolge Schädigungen zu tiefgreifender Art sofort Frequenzrückgang und bald Aussterben der Kolonie eintritt. Dies ist ein Grenzfall des früher besprochenen Geschehens.

Sinkt nun die Temperatur des Gewässers, ohne — was wohl immer der Fall ist — eine für das wärmeliebende *Ceratium hirundinella* deletäre Wirkung gehabt zu haben, so wird allmählich ein Rückgang der Frequenz zu bemerken sein[1]). Immer mehr wird sich nun aber auch ein Faktor bemerkbar machen, der schließlich den Hauptanstoß zur Encystierung gibt. Nach Hertwig werden nämlich in einer sich durch Teilung längere Zeit fortpflanzenden Protozoenkultur im Laufe der Generationen die Kerne relativ zum Plasma immer größer, bis diese funktionelle Kernhypertrophie eine schädigende Wirkung auf die Vitalität ausübt, worauf Reorganisationsprozesse einsetzen — die Zelle befindet sich in Depression. Eine solche besonders tiefe Depression führt nun auch die Encystierung bzw. zur Konjugation, wie wir das eingangs schon zu erwähnen Gelegenheit fanden. Ähnlich werden sich nun auch die Ceratienpopulationen verhalten. Es

---

[1]) Dieser Frequenzrückgang tritt oft erst lange nach dem Temperaturumschlag ein, was wohl auf spezielle Verhältnisse zurückzuführen ist. Uns interessiert hier hauptsächlich die prinzipielle Temperaturwirkung.

wäre interessant zu untersuchen, ob auch bei freilebenden Ceratienkolonien mehrere solcher Depressionszustände auftreten. Sicher aber ist, daß sich infolge der langen Zellfunktionen gegen den Herbst zu eine Depression, die offenbar durch Kernhypertrophie bedingt ist, bemerkbar macht. So ist jedenfalls neben den Wirkungen der tieferen Temperatur die Zunahme der Kernplasmarelation gegen den Herbst zu erklären (siehe Tabelle 1).

Daß sich diese Depressionszustände im Sommer nicht so bemerkbar machen, wird daraus verständlich, daß zu jener Zeit die Kernplasmarelation infolge der hohen Temperatur sehr gering ist und also auch die Kernhypertrophie nicht zur Geltung kommen konnte, bzw. durch die Wirkung der hohen Temperatur verdeckt wurde. Sinkt nun die Temperatur, so müssen sowohl die Wirkung dieses Umstandes als auch die langen Teilungen in einer Vergrößerung des Kernes zum Ausdruck kommen. Die Encystierung vom Standpunkt eines Restitutionsstadiums aus betrachtet ist die Folge.

Einer Erwähnung bedürfen noch die in Cysten meist verhandenen großen Mengen von Öltröpfchen. Nach Popoff haben wir es nämlich in der Eizelle mit einer Zelle zu tun, die sich in Depression befindet, wobei das »Teilungschromatin« besonders geschädigt ist (das soll die Teilungsunfähigkeit der Eizelle erklären), das »Wachstumschromatin« jedoch befindet sich im funktionsfähigen Zustand (wodurch das Heranwachsen der Eizelle bei der Reifung erklärt wird). Jedoch ist die Zelle nicht mehr imstande, die aufgenommene Nahrung alle zu assimilieren und zum Aufbau ihres Plasmas zu verwenden, so kommt es zu Dotterablagerungen, die so ein Stadium niederer Assimilationsstufe darstellen. Wenn wir diese Ansicht akzeptieren wollen — es wurde ihr vielfach widersprochen — so könnte man die in den Cysten aufgespeicherten Reservestoffe in ihrer physiologischen Entstehung vielleicht analog wie die Dotterbildung des Eies erklären.

In vorliegenden Zeilen habe ich versucht, auf Grund der Kernplasmarelationslehre zu einem Verständnis der Größen- und Frequenzschwankungen von *Ceratium hirundinella* zu gelangen, wobei nur die Temperatur berücksichtigt wurde. Zieht man jedoch auch andere Faktoren in Betracht, z. B. die Ernährungsverhältnisse, so wird sich ergeben, daß die Erklärung Bachmanns, die früher zitiert wurde, zutreffen muß. Auch in den von mir untersuchten Teichen zeigte sich wohl eine ausgesprochene Variation der Kernplasmarelation, aber keine solche der Körpergröße. In solchen Fällen werden wir es mit einer Übereinanderlagerung der Wirkungen

mehrerer Faktoren zu tun haben. Eins aber glaube ich behaupten zu können, und das wird, wenn erst einmal der Einfluß auch anderer Faktoren als der Temperatur auf die Kernplasmarelation untersucht sein wird, nur noch mehr Geltung haben, daß die cellularphysiologischen Tatsachen, deren spezieller morphologischer Ausdruck in der Kernplasmarelation als des Wechselverhältnisses zweier der wichtigsten Zellbestandteile gegeben ist, für die Theorie der Cyclomorphose, besonders der Einzelligen, deshalb förderlich sein können, weil sie eine Erklärung aus unmittelbarer Bewirkung und physiologischen Prinzipien zulassen, die den Vorteil haben, jederzeit durch Zell- und Kernmessungen exakt verfolgt werden zu können. Auch die Cyclomorphose metazoer Planktonten könnte auf celluläre Ursachen auf diese Weise zurückgeführt werden.

B. **Lokalvariation und Kernplasmarelation.**

Ich legte mir nun die Frage vor, ob, da doch die Kernplasmarelation in so auffallendem Maße von der Temperatur des Wohngewässers abhängig ist, sich nicht vielleicht auch in Gewässern verschiedener mittlerer Jahrestemperatur die einzelnen Kolonien, die vielfach gut abgegrenzte Lokalrassen darstellen, durch habituelle Verschiedenheiten ihrer Kernplasmarelation unterscheiden. Zu diesem Zweck habe ich an meinem Ceratiummaterial, welches ich 1911—1914 in den verschiedensten Seen in den Monaten Juli und August gesammelt hatte, sowohl die Zelldimensionen als auch Zell- und Kernoberfläche nach der früher dargelegten Methode ausgerechnet und die so gefundenen Werte in nachstehende Tabelle II eingetragen. Die beigegebenen Abbildungen veranschaulichen die den Zahlen entsprechenden Typenformen.

Es empfiehlt sich, die großen und kleinen Ceratiumformen, die oft in demselben See zusammen vorkommen, getrennt zu behandeln, da sie jedenfalls gut abgegrenzte Rassen darstellen. Wenn wir die Tabelle als ganzes übersehen, so ergibt sich keine irgendwie hervortretende Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Lage bzw. der mittleren Wassertemperatur des betreffenden Sees[1]). Es zeigt sich nämlich, daß ein andrer Faktor den Temperatureinfluß teilweise verdeckt. Die Größe der Kernplasmarelation ist nämlich im allgemeinen (besonders bei dem großen Typus) der absoluten Zellgröße der betreffenden Rasse umgekehrt proportional. Bei den kleinen Formentypen tritt diese Abhängigkeit nicht

[1]) Temperaturangaben standen mir leider in gewünschter Anzahl nicht zur Verfügung, jedoch wird man wohl im konkreten Fall nicht darüber zweifeln können, welche Seen bzw. Seengruppen eine höhere Jahrestemperatur besitzen.

Tabelle II. (Dazu Fig. 13—24, Taf. XX.)

	Kernmaße			b	a	c	d	Gewicht der Zelle in mg	Oberfläche der Zelle in mm²	Kern-plasma-relation	Fangdatum
	Länge	Breite	Fläche								
Großer Typus:											
Maggiore-See	6,7	4,6	30,8	38	24	32	22	145	507	0,0607	13. VIII. 13
Lugano-See	8,0	4,3	35,0	40	25	33	25	140	490	0,0710	16. VIII. 13
Como-See	7,8	4,5	35,1	45	25	36	28	154	539	0,0651	15. VIII. 13
Zürich-See	7,0	4,7	32,9	44	21	33	23	126	441	0,0746	5. VIII. 13
Öschenen-See	8,0	5,0	40,0	54	28	45	23	205	717	0,0557	30. VII. 14
König-See	8,8	5,2	45,7	55	28	43	23	195	664	0,0688	22. VIII. 12
Kleiner Typus:											
Como-See	6,9	4,5	31,0	25	21	22	12	112	392	0,0790	15. VIII. 13
Lugano-See	6,3	3,8	23,9	25	21	22	13	100	350	0,0682	16. VIII. 13
Kochel-See	7,5	4,8	36,0	31	23	26	15	128	448	0,0880	15. VIII. 11
Boden-See	7,5	4,5	33,7	25	22	22	13	106	371	0,0908	3. VIII. 13
Vierwaldst.-See	7,1	4,7	33,3	28	22	27	12	107	374	0,0890	9. VIII. 13

so hervor, bei den großen ist sie jedoch, wie nachstehende Tabelle III lehrt, durchgehends vorhanden. Die Seen sind ihrer Kernplasmarelation nach in absteigender Reihenfolge angeordnet, in derselben absteigenden Richtung verlaufen auch die Zelloberflächen der Ceratien der betreffenden Seen.

Tabelle III. (Dazu Fig. 13—19, Taf. XX.)

Ceratien des großen Typus nach der Kernplasmarelation geordnet.

Name des Sees	Kernplasma-Relation	Oberfläche der Zelle in mm
Zürich-See	746	441
Lugano-See	710	490
König-See	688	664
Como-See	651	539
Maggiore-See	607	507
Öschenen-See	557	717

Im allgemeinen läßt sich also eine gewisse Abhängigkeit obiger Art konstatieren, wobei infolge mannigfacher andrer Formen selbstverständlich Unregelmäßigkeiten auftreten.

Beschränken wir uns nun bei der Betrachtung der Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur des Wohngewässers auf Ceratium-

formen etwa gleicher Größe, so ergibt sich allerdings eine gewisse Übereinstimmung mit den theoretischen Postulaten. Wir finden z. B. bei den Formen der großen Typen:

	Maggiore-See:	Kernplasmarelation	0,0607
	Lugano-See:	»	0,0710
	Como-See:	»	0,0651
hingegen	Zürich-See:	»	0,0746.

Bei den kleinen Formtypen sind die Unterschiede vielleicht noch auffallender, wir haben hier, wenn wir Seen der Alpen und des nördlichen Alpenrandes mit Seen aus dem oberitalienischen Vorlande vergleichen, einerseits (warmes Wasser):

Lugano-See:	Kernplasmarelation	0,0682
Como-See:	»	0,0790

andererseits (kälteres Wasser):

Boden-See:	Kernplasmarelation	0,0908
Vierwaldstätter-See:	»	0,0890
Kochel-See:	»	0,0880.

Der Boden-See besitzt allerdings im Vergleich zum kälteren Vierwaldstätter-See eine zu große Kernplasmarelation.

Es scheint also trotz der lückenhaften Aufstellungen tatsächlich die Kernplasmarelation der Ceratiumrassen der einzelnen Seen entsprechend den verschiedenen Jahrestemperaturen verschieden zu sein. Es fragt sich nun, ob diese Abweichungen von der Kernplasmarelation (die selbstverständlich ebenfalls temporaler Variation unterworfen sind) auf die Dauer nicht erblich befestigt werden können, d. h. ob sie nicht ebenso eine erblich konstante Eigentümlichkeit der Ceratiumrasse dieses Sees darstellen, wie die anderen Formcharaktere? In Anbetracht des Umstandes, daß die einzelnen Ceratiumformen jedenfalls von einer gemeinsamen Form abstammen, die *Ceratium cornutum* ähnlich gewesen sein dürfte, und daß sie entsprechend den verschiedenen Bedingungen in den einzelnen Seen (wobei insbesondere thermische Einflüsse maßgebend gewesen sein dürften) sich in bestimmter erblicher Weise in ihrer äußern Gestalt verändert haben, so daß fast jeder See seine wohlabgegrenzte Ceratiumform besitzt, scheint es mir nun nicht unwahrscheinlich, daß die Kernplasmarelation eine konstante Eigenschaft der betreffenden Formen darstellt.

Ich stelle mir die Genesis dieses Prozesses derart vor, daß die ursprüngliche Kernplasmarelation der Stammceratien[1]) je nach den Temperatur-

[1]) In Anbetracht, daß es sich wahrscheinlich um *Ceratium cornutum*-ähnliche Formen gehandelt hat, dürfte diese Kernplasmarelation einen sehr hohen Wert dargestellt

verhältnissen in den einzelnen Seen sich auf einen verschiedenen Mittelwert einstellte (wobei wir von der cyclischen Variation absehen, da diese doch auch nur um einen bestimmten Mittelwert, auf den es uns hier allein ankommt, pendelt, der entsprechend der mittleren Jahrestemperatur verschieden ist). Dieser gemäß der Temperatur verschiedene Wert der Kernplasmarelation in den einzelnen Seen war zwar zunächst gemäß der oft großen Abweichungen vom ursprünglichen Optimum der Art keineswegs immer optimal, aber im Laufe der Generationen stellten sich die Gesamtstoffwechselprozesse und Funktionsleistungen der Zellen auf diese neue habituelle Kernplasmarelation ein und diese wurde so zu einem neuen Optimum in ihren jährlichen Mittelwerten gestempelt. Ist nun z. B. eine mittlere Kernplasmarelation so zu einem optimalen Verhältnis dieser Relation geworden, so muß bei Übertragung dieser Form in ein Gewässer von wesentlich anderer (z. B. niederer) mittlerer Temperatur eine Schädigung der vitalen Vorgänge stattfinden, da die sich entsprechend der niederen Temperatur einstellende Kernplasmarelation dem für diese Rasse entsprechenden Optimum dieser Relation nicht kongruent ist. Wir hätten in dieser Theorie der bestimmten optimalen Kernplasmarelation eine Erklärung der Tatsache, daß Formen derselben Art, wenn sie an warmes Wasser angepaßt sind, im kalten weniger gut gedeihen und umgekehrt. Vielleicht kann die Tatsache, daß wir es in *Cerat. hirundinella* mit einer Warmwasserform, in *Cerat. cornutum* jedoch mit einer Kaltwasserform zu tun haben, analog erklärt werden (vgl. die frühere Anmerkung). Die Kernplasmarelation von *Ceratium* vermag sich zwar niedrigeren Temperaturen anzupassen — und diese Fähigkeit ist eine conditio sine qua non jeder, auch der geringfügigsten Eurythermie — aber dieser Zustand der Relation ist nicht der optimale, auf den der gesamte vitale Ablauf der Prozesse eingestellt ist. Dasselbe ließe sich — mutatis mutandis — auch für *Cerat. cornutum* sagen[1]). Auf Grund dieser Theorie

---

haben, da, wie wir später sehen werden, *Ceratium cornutum* durchgehends einen weitaus größeren Kern zeigt als *Ceratium hirundinella*. Vielleicht ist die Trennung beider Formen in den Perioden der Eiszeit erfolgt, wo dann *Ceratium cornutum* bei Erwärmung des Wassers zur Winterform, *C. hirund.* zur Sommerform geworden wäre.

[1]) Es wären demnach eurytherme Organismen solche, deren Kernplasmarelation ohne Störung für die Gesamtlebensprozesse große Schwankungen ertragen kann, von anderem Standpunkt wäre aber auch daran zu denken, ob es nicht solche Organismen sind, deren Kernplasmarelation wenig durch Temperatur beeinflußt wird, da dadurch auch eine relativ geringe Verschiebung der einzelnen Stoffwechselprozesse gegeben wäre. Nur experimentelle Untersuchungen könnten diese Alternative zugunsten einer der beiden Möglichkeiten entscheiden.

wäre vielleicht durch cytologische Studien manche Eigenart lebender Organismen zu erklären.

Von großer Bedeutung für alle hier besprochenen Probleme muß es nun sein, ob sich eine Nachwirkung der Temperatur auf die Kernplasmarelation experimentell nachweisen läßt. Denn nur für den Fall, daß diese Möglichkeit besteht, haben unsere sub B gemachten Erörterungen zunächst eine positive Grundlage.

Popoff (1908) stellte zu diesem Zwecke eingehende Experimente an *Dileptus gigas* und *Stylonichia mytilus* (*Infusoria ciliata*) an, bezüglich deren speziellere Details ich auf das Original verweisen muß. Er kommt zu dem Resultat, daß bei beiden Infusorien eine Nachwirkung der Temperatur auf die Kernplasmarelation, die Teilungsrate und Teilungsgröße nicht vorhanden ist. Zu ähnlichen Resultaten gelangte Rautmann bei seinen Experimenten an *Paramacium caudatum*: »Die Zelle vermag bei einem Temperaturintervall von 5° innerhalb eines Zeitraums, welcher der Dauer zwischen zwei aufeinander folgenden Teilungen bei der betreffenden Temperatur entspricht, ihre Kernplasmarelation vollkommen umzuregulieren.«

Zu andern Resultaten gelangte Koehler beim Studium der Kernplamaverhältnisse während der Furchung von *Strongylocentrotus lividus* bei verschiedenen Temperaturen: Er glaubt mit Reserve eine Nachwirkung annehmen zu müssen. Er sagt: »Hat die niedere Temperatur die überreifen Keime geschädigt, so enwickeln sie sich auch, in die Wärme umgesetzt, langsamer — das ist selbstverständlich. Doch auch das umgekehrte findet statt, die regulierende Wirkung der Wärme dauert in der Kälte einige Zeit fort und läßt die Kälteverzögerung geringer erscheinen.« Bezüglich der Einzelheiten verweise ich auf seine interessante Arbeit.

C. Individualvariation und Kernplasmarelation.

Wir müssen nun noch untersuchen, welche Erklärungsmöglichkeit auf Grund der Zell- und Kernteilungsverhältnisse für die Individualvariationen gegeben sind, wobei wir zunächst nur die Größenverhältnisse berücksichtigen. Beigegebene Abbildungen sollen das illustrieren. Ich möchte gleich hier bemerken, daß die Individualvariation in den Teichen im allgemeinen viel bedeutender als in den Seen ist, das bezieht sich nicht nur auf die Gesamtgröße, sondern auch auf die Beschaffenheit der Hörner, ihre Lage und Winkelstellung zueinander.

Um zu untersuchen, ob die Variationsbreite vielleicht auch einer Temporalvariation unterworfen ist oder sonst irgend ein auffallendes

Verhalten zeigt, habe ich die Unterschiede der Maximal- und Minimalwerte in den einzelnen Monaten festgestellt und zur Tabelle IV vereinigt.

Tabelle IV.

Teichname	Fangdatum	b			c			a		
		Max.	Differ.	Min.	Max.	Differ.	Min.	Max.	Differ.	Min.
Wundschuh-Teich I	16. VII. 13	67	9	58	55	12	43	25	4	21
	17. X. 13	59	14	45	50	12	38	22	5	17
Steindorf-Teich I	16. VII. 13	73	18	55	60	17	43	24	5	19
	17. IX. 13	67	19	48	59	21	38	22	5	17
	26. X. 13	69	24	45	46	14	32	25	6	19
Steindorf-Teich II	16. VII. 13	55	13	42	46	10	36	21	6	15
	17. IX. 13	49	11	38	38	7	31	20	4	16
Auerteich	7. VII. 15	54	12	42	42	10	32	25	5	20
	4. VIII. 15	60	12	48	48	16	32	23	3	20
	1. IX. 15	62	14	48	47	10	37	24	2	22

Es zeigt sich, daß — soweit auf Grund einer so rohen Zusammenstellung überhaupt ein Urteil erlaubt ist — vielfach die Variationsbreite (besonders des Apicalhornes, b) gegen den Herbst zunimmt, wenn diese Variationsbreite als Differenz der jeweiligen Maxima und Minima berechnet wird. Würde nun nur die Länge eines oder des anderen Hornes bei der Individualvariation schwanken, so könnte man das darauf zurückführen, daß gerade eine Periode der Umordnung der Hornlängen infolge kompensierenden Wachstums, wie das Krause besonders beobachtet hat, eingetreten sei. Da aber in unserem Falle auch vielfach die gesamte Körpergröße der Zelle bedeutend variiert (siehe die beigegebenen Figuren), so werden wir zur Erklärung der Individualvariation im allgemeinen einen anderen Weg einschlagen müssen. Der besteht in der Kernplasmarelation.

Der russische Botaniker Gerassimow konnte durch experimentellen Eingriff die Teilung von Spirogyrazellen derart beeinflussen, daß eine der beiden Tochterzellen das gesamte für die beiden Tochterkerne bestimmte Kernmaterial erhielt. Diese hatte somit die doppelte Kernmasse und Kernplasmarelation. Sie wuchs nun zu einer außergewöhnlichen Größe, d. i. bis zum doppelten Volumen ihrer Mutterzelle heran, ehe sie in eine neue Teilung eintrat. Das heißt also, es erfolgte erst dann eine weitere Teilung, als die für *Spirogyra* unter den bestimmten äußeren Versuchs-

bedingungen normale Kernplasmarelation erreicht war, welcher Zustand durch extremes Plasmawachstum erreicht wurde.

Popoff (1909) hat diese Verhältnisse in einer großen Arbeit eingehend an Infusorien (*Stentor coeruleus*) studiert. Er konnte durch experimentelle Eingriffe bei der Teilung Individuen mit bedeutend größerer oder kleinerer Kernplasmarelation als normal erhalten. Bald jedoch traten regulative Prozesse ein, die die normale Kernplasmarelation wieder herstellten. War der Kern relativ zu groß, so wuchs das Protoplasma, war das Plasma zu groß, so wurde Kernwachstum beobachtet. Es ist nun klar, daß daraus sehr verschieden große Individuen resultieren mußten. Die mit ursprünglich zu großem Kern mußten mit der Zeit viel gewaltigere Dimensionen erreichen, als die mit normalem oder gar mit zu kleinem Kern. Zellen, die gar zu kleine Kerne besitzen, verhalten sich fast wie enucleierte Organismen und sind in ihrer Vitalität stark geschwächt. Zu große Kernverhältnisse regulieren sich leichter und sind von keinem großen Einfluß auf die Vitalität. Von großer Bedeutung ist es nun, daß die auf diesem Wege der Regulation erreichte respektive Körpergröße nun auch im weiteren Verlaufe der ungestörten Zellteilungen konstant bleibt. Es ist also auf diese Weise eine neue Größenvariation entstanden. Allerdings will es mir scheinen, daß vielleicht doch noch im Verlaufe vieler Generationsfolgen eine Annäherung der extremen Plus- und Minusvariante erreicht wird, weil es, wenn wir die Gedanken Verworns betreffend des Verhaltens des Zell- und Kernvolumens und der Oberfläche zur Assimilation und Zellteilung zugrunde legen, vielleicht doch ein, wenn auch in weiten Grenzen schwankendes absolutes Optimum des Volumens hinsichtlich der Oberflächen beider Zellsysteme (Zellkern und Plasma) in Anbetracht des für eine Zelle spezifischen Stoffwechsels gibt.

Wie dem aber auch sei, die Anwendung der Popoffschen und Gerassimowschen Versuchsergebnisse auf unser Problem bei *Ceratium* ist klar. Tritt aus irgend einem Grunde eine etwas ungleiche Kernteilung ein — und solches konnte Popoff auch ohne experimentelle Eingriffe mehr oder minder stark oft beobachten — so müssen sich daraus Mißverhältnisse in der Kernplasmarelation ergeben, durch deren Ausgleich eine verschiedene Größe der beiden wieder herausgewachsenen Tochterzellen bedingt wird. Bei *Ceratium* als gepanzertem Organismus könnte diese Umregulierung natürlich oft erst nach erneuter Teilung erfolgen, welcher Umstand das Persistieren oft beträchtlicher Mißverhältnisse in der Kernplasmarelation, wie solche die Figuren 25—26, Tafel XX, 27, 31—36, Tafel XXI zeigen, erklärlich machen würde. Da die Individualvariation scheinbar gegen den Herbst im Zunehmen begriffen ist, so könnte man annehmen, daß

die durch die lange Generationsfolge gesetzte Depression einen nachteiligen Einfluß auf die Regelmäßigkeit der Kernteilung haben könnte, zumal da auch die absolute Variation der Kerngröße im Herbst bedeutender zu sein scheint.

Im übrigen verweise ich bezüglich der Individualvariation auf die Fig. 25—26, Tafel XX, 27—36, Tafel XXI.

Eine kurze Besprechung möchte ich noch einer Erscheinung widmen, die wohl zuerst Krause bei *Cerat. hirundinella* beobachtet hat. Es handelt sich um die Rolle, die der Kern beim Wachstum bestimmter Hörner spielt (vgl. dazu Fig. 28—30, Tafel XXI).

Haberlandt hat darauf hingewiesen, daß sich der Kern »meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle befindet, in welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert«. Dieses Gesetz ist vielleicht nur ein Spezialfall des ersten O. Hertwigschen Gesetzes über die Beziehung der Lage des Kernes zum Plasma: Der Kern sucht die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen. Man darf dieses Gesetz nur nicht rein dimensional auffassen und das kann man sich mathematisch so vorstellen, daß man die Distanzen des Kernes von den einzelnen Plasmapunkten (denn das ganze Plasma ist seine Wirkungssphäre) der Peripherie mit einem Faktor multipliziert, der der Intensität der Funktion des Kernes nach dem betreffenden Punkt proportional ist. Dann ist es klar, daß sich der Kern nicht immer in das dimensional-geometrische Zentrum einstellt, sondern analog einem materiellen Punkt, an dem in den verschiedensten Richtungen in verschiedener Stärke Kraftlinien angreifen und der dann entsprechend dem Kräftepolygon eine bestimmte excentrische Stellung einnimmt. Ebenso verhält sich auch der Kern, er nimmt nicht das geometrische, sondern das dynamische Centrum ein, alle anderen Fälle sind nur Grenzfälle dieses allgemeinen.

Auf Grund seiner statistischen Untersuchungen gelangte Krause zu verschiedenen Normaltypen der Längenproportionen der einzelnen Hörner bei *Ceratium*, die sich sogar in einer Formel darstellen ließen. Er konnte dann feststellen: »In allen sich in einem gesetzmäßigen Verhältnis der Hörner untereinander befindenden Formen, d. h. in den verschiedenen Normaltypen, deren Hörnerwachstum für einige Zeit systiert worden ist, liegt der ruhende Kern in der Mitte des betreffenden Individuums. Er verläßt aber sofort seine centrale Lage, sobald ein lokalisiertes Wachstum dieses oder jenes Hornes eintritt und begibt sich zu demselben. Am deutlichsten werden seine Wanderungen wahrnehmbar, wenn es sich um eine Verlängerung des Antapical- oder Postäquatorialhornes handelt.«

Viel seltener sind nach KRAUSE Kernwanderungen in der Richtung des Apicalhornes, dessen Wachstum der Kern von der centralen Lage aus soll lenken können. In Fig. 28—30, Tafel XXI, besonders in ersteren zwei, sind diese selteneren Verhältnisse dargestellt. Den umgekehrten sehr häufigen Fall veranschaulicht Fig. 30. Im übrigen verweise ich auf die interessanten Abbildungen in der Arbeit KRAUSES.

II.

Ceratium Cornutum Cl. u. Lach.

Da wir die Beziehungen des Kernes zum Protoplasma und die diesbezüglichen Theorien der Kernplasmarelation und die sich daran anknüpfenden Erklärungen verschiedener Erscheinungen schon bei *Ceratium hirundinella* ausführlich besprochen haben, so kann ich bei *Cerat. cornutum* einfach darauf verweisen und mich auf die kurze Registrierung der Tatsachen, die gerade bei dieser Form besonders klar sprechen, beschränken. Nachfolgende Tabelle ist ähnlich eingerichtet wie bei der vorigen Art. Die Fig. 37—42, Tafel XXI geben eine Darstellung der entsprechenden Mittelwerte. Die Vergrößerung ist dieselbe wie bei *Cerat. hirundinella.*

A. Temporalvariation und Kernplasmarelation.

Tabelle V.

Teichname	Fangdatum	Kernmaße			l	a	c	Gewicht der Zelle in mg	Oberfläche der Zelle in mm²	Kernplasmarelation	Wassertemperatur
		Länge	Breite	Fläche in mm²							
Bocker-Teich I	29. VII. 12	9,6	4,2	40,3	25	27	22	154	539	0,0747	22°
	30. III. 13	12,2	5,6	68,3	27	29	23	214	749	0,0911	5°
Bocker-Teich II	26. V. 12	10,7	4,3	46,0	24	24	20	149	521	0,0882	12°
	29. VII. 12	8,8	4,1	36,0	25	26	21	152	532	0,0676	22°
	30. III. 13	12,0	5,8	69,6	27	26	22	174	609	0,1142	5°
Bocker-Teich III	30. III. 13	11,7	5,3	62,0	26	29	22	203	710	0,0873	6°

Klar geht aus dieser Tabelle die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur hervor. Greifen wir zur genaueren Einsichtnahme des Variationsverlaufes den Bocker-Teich II heraus (Fig. 39—41, Tafel XXI), wobei wir zum Vergleich auch Exemplare anderer Teiche (Fig. 37, 38, 42, Tafel XXI) heranziehen.

Im März kommt *Cerat. cornutum* aus den Cysten heraus und besitzt zunächst eine plumpe und gedrungene Gestalt mit zwei kurzen und plum-

pen Hörnern, wie ich in Übereinstimmung mit Folgner und Huber konstatiere. Die Kerne der Exemplare, die eben aus den Cysten herausgekommen sind, worauf die besonders plumpe und ungegliederte Gestalt mancher hinweist, müssen relativ klein sein und auch die Cysten selbst demnach kleine Kerne besitzen, aus Gründen, die wir früher besprachen. Ich glaube diese Kernverhältnisse auch tatsächlich bei ganz neuausgekrochenen Exemplaren beobachtet zu haben. Wie dem aber auch sei, sicher ist, daß die Kernplasmarelation bald darauf sehr hohe Werte zeigt. Man könnte angesichts der Figuren einwenden, daß diese Kernverhältnisse nicht so sehr auf Einflüsse der Temperatur als vielmehr darauf zurückzuführen seien, daß bei den Frühjahrsceratien mit zwei Hörnern oder mit in Bildung begriffenem 3. Horn in Anbetracht des ganz anderen Habitus jener Exemplare im Vergleich zu denen im Sommer, vielleicht durch andere Faktoren, die auch im plumpen Bau zum Ausdruck kommen, die Kernplasmarelation zugunsten des Kernes beeinflußt würde. Mit einem Wort, daß die Frühjahrs- und Sommerceratien als allzusehr verschieden nicht hinsichtlich der Kernverhältnisse unmittelbar verglichen werden sollten. Demgegenüber besitzen nun die Figuren 39, 40, Tafel XXI (bzw. die betreffenden Stellen in der Tabelle, Bocker-T. II, 26. V. 12) besonders schlagende Beweiskraft. Sie zeigen nämlich Ceratien, ganz von der Gestalt, wie sie im Hochsommer gefunden werden, aber mit entsprechend der auch im Mai noch ziemlich tiefen Wassertemperatur hoher Kernplasmarelation. Diese Verhältnisse können einzig und allein durch die unmittelbare Einwirkung der Temperatur erklärt werden.

Steigt gegen den Sommer die Wassertemperatur, so findet neben einer Abnahme der relativen Kerngröße auch im allgemeinen eine solche der Körpergröße statt, hingegen nimmt die Gliederung des Körpers und der Hörner (Fig. 39, 40, 42, Tafel XXI) bedeutend zu. Gegen den Sommer nimmt gleichzeitig auch die Frequenz bedeutend ab, was sich insbesondere in den späteren Monaten Juli und August oft bis zum Aussterben der Art bemerkbar macht. Bei Erhöhung der Temperatur im Vorsommer findet in Übereinstimmung mit dem bei *Ceratium hirundinella* Gesagten zunächst meist eine Frequenzsteigerung statt.

Den weiteren Verlauf der Kernplasmarelations-Variation in den Herbstmonaten (oft findet aber auch in den Sommermonaten ein Aussterben der Art statt) habe ich mangels an geeignetem Material leider nicht feststellen können. Jedoch wird der Verlauf jedenfalls dem bei *Cerat. hirund.* entsprechen, nur daß vielleicht bei *C. cornutum* ein zweites Maxi-

mum entsteht, das allerdings aus früher geschilderten Gründen bald einer allgemeinen Encystierung Platz machen dürfte. Diese findet aber unter Umständen erst in den vorgeschritteneren Wintermonaten statt.

B. Individualvariation und Kernplasmarelation.

Auch hier habe ich die Variationsbreite in den einzelnen Monaten ausgerechnet, jedoch ergaben sich vielleicht aus Mangel an genügend zahlreichen Monatsfängen keine eindeutigen Resultate. Ich nehme daher von einer Wiedergabe der Tabelle Abstand. Bezüglich der Kernplasmarelation ist zu bemerken, daß entsprechend den Befunden Popoffs große Zellen großkernig, kleine kleinkernig sind. Die Figuren 50, 51, 43, Tafel XXII geben davon Rechenschaft: letztere veranschaulicht einer der größten Ceratien mit maximalem Kerne.

Die Fig. 48, 49, Tafel XXII zeigen zwei etwa gleich große Exemplare mit extrem verschiedener Kernplasmarelation. Mag auch vielleicht das in Fig. 49 dargestellte Exemplar in Kernteilung begriffen sein, dessen ungeachtet bleibt bestehen, daß in beiden Fällen total verschiedene relative Kerngrößen existieren. Offenbar haben wir es in Analogie mit dem früher Gesagten mit einer infolge einer Teilung entstandenen Unregelmäßigkeit zu tun, die sich noch nicht ausgleichen konnte, was insbesondere von dem Exemplar mit der kleinen Kernplasmarelation gelten dürfte, da sich unter solchen Verhältnissen ein Ausgleich durch kompensatorisches Wachstum ungleich schwerer vollzieht (Popoff 1909).

Die Fig. 44—47, Tafel XXII zeigen Exemplare desselben Fanges, bei denen sich das dritte Horn in Ausbildung befindet, und wie man sieht, treten dabei keine Verlagerungen des Kernes wie bei *Cerat. hirund.* ein, wohl vielleicht deshalb, weil hier die Spitze des wachsenden Organes vom Kern weniger weit entfernt ist als bei der anderen Art[1]).

---

[1]) Vorstehender erster Versuch, die Variation und Frequenz eines Planktonten aus den Prinzipien der Kernplasmarelationslehre unter Zugrundelegung eigener Beobachtungen abzuleiten, ist wegen seiner Lückenhaftigkeit bezüglich des Beobachtungsmaterials selbstverständlich nur ein vorläufiger und werde ich sobald als möglich meine theoretischen Ableitungen mit Beobachtungen weiter zu belegen bestrebt sein. (Siehe auch meine *Pterodina*-Arbeit.)

Literaturverzeichnis.

1. Ammann, H., Temporalvariationen einiger Planktonten in Oberbayerischen Seen. Archiv f. Hydrob. VIII.
2. Bachmann, H. Phytoplankton.
3. Brutschy, A., Monographische Studien am Zugersee. Archiv f. Hydrob. VIII.
4. Buchner, P., Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, 1909.
5. Demoll, R. und Strohl, S., Temperatur, Entwicklung und Lebensdauer. Biol. Centralbl., Bd. 29, 1909.
6. Entz, G., Beitrag z. K. des Planktons des Balaton. Resultate d. Erforsch. d. Balaton 1906.
7. Erdmann, Rh., Kern und Plasmawachstum und ihre Beziehungen zu einander. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 18, 1908.
8. —— Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Kern, Plasma und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Archiv f. Zellforsch. Bd. 2, 1908.
9. Folgner, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte einiger Süßwasser-peridineen. Arbeit aus d. bot. Instit. d. deutsch. Universit. Prag, Österr. bot-Zeitschr., Bd. 49, 1899.
10. Gurwitsch, Alex., Über Prämissen und anstoßgebende Faktoren der Furchung und Zellvermehrung. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, 1909.
11. Guyer, O., Beitrag zur Biologie des Greisensees unter besond. Berücksichtigung d. Saisonvariation v. *Cerat. hirund.* Archiv f. Hydrob. VI.
12. Hertwig, O., Allgemeine Biologie. Jena 1912.
13. Hertwig, R., Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitzber. d. Gesellsch. f. Morphologie u. Physiologie, München 1900.
14. —— Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ebenda 1902/03.
15. —— Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung f. d. geschlechtl. Differenzierung u. Teilung der Zelle. Biol. Centralbl., Bd. 23, 1903.
16. —— Über neue Probleme der Zellenlehre. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, 1908, auch Internat. Congress Boston 1907.
17. Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe. Jena 1902.
18. Hüber, G., Monographische Studien im Gebiete der Montiggler-Seen (Südtirol). Archiv f. Hydrobiol. I.
19. —— Formanomalien von *Ceratium.* Internat. Rev. Suppl. 14.
20. —— Der Kalterersee (Südtirol). Archiv f. Hydrobiol. II.
21. Jollos, V., Dinoflagellatenstudien. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 19, 1910.
22. Jörgensen, E., Die Ceratien. Internat. Rev. Suppl. 1911.
23. Kanitz, A., Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vacuolen der Infusorien usw. Biol. Centralbl. 27.
24. Koehler, O., Über die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur Experiment. Untersuchung an *Strongylocentrotus lividus.* Archiv f. Zellforschung, Bd. 8, 1912.

25. Krause, F., Studien über Formveränderungen von *Cerat. hirundinella* O. F. M. als Anpassungserscheinungen an die Schwebefähigkeit. Internat. Rev. Suppl. 1911.
26. Lauterborn, R., Protozoenstudien. I. Kern und Zellteilung v. *Cerat. hirund.* Z. f. wiss. Zool., Bd. 59, 1895.
27. List, Th., Über die Temporal- und Lokalvariation von *Cerat. hirundinella* O. F. M. aus dem Plankton einiger Teiche in d. Umgegend von Darmstadt und einiger Kolke des Altrheines bei Erselden. Archiv f. Hydrobiol. IX.
28. Moroff, Th., Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Archiv f. Protistenk., Bd. 11, 1908.
29. —— Oogenetische Studien I, Copepoden. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, 1909.
30. Peter, K., Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Archiv f. Entwicklungsmech., Bd. 20, 1905.
31. Popoff, M., Experimentelle Zellstudien I. Archiv f. Zellforschung, Bd. 1, 1908.
32. —— Experimentelle Zellstudien II. Über die Zellgröße, ihre Fixierung und Vererbnng. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, 1809.
33. —— Degeneration der Protozoenzelle und die Geschlechtszelle der Metazoen. Archiv f. Protistenk., Festschrift f. R. Hertwig, 1907.
34. Rautmann, H., Einfluß der Temperatur auf die Größenverhältnisse des Protoplasmakörpers zum Kern. Experiment. Untersuchungen an *Paramaecium caudatum*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, 1909.
35. Schilling, Die Dinoflagellaten. Süßwasserflora Deutschlands, Österr. und d. Schweiz, herausg. v. Pascher.
36. Verworn, M., Allgemeine Physiologie. Jena 1909.
37. Wesenberg-Lund, C., Studier over de danske Soers Plankton. Dansk Gerskvands-Biologisk Laboratorium. 2 Vol., 1904 u. 1908.
38. Gerassimow, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. Soc. imp. nat. Moscou, 1901.
39. —— Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1, 1902.
40. Hartmann, O., Über die Entwicklung und temporale Variation des Dotterstockes und die Eibildung von *Pterodina patina* usw. Zoolog. Jahrb. 1915, im Drnck.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren bei 380facher Vergrößerung mit ABBEschem Apparat entworfen. Die Figuren zur Temporalvariation stellen den Tabellen entsprechend Mittelformen dar.

Ceratium hirundinella.

Tafel XIX.

Fig. 1—12 zur Darstellung der Temporalvariation.

Fig. 1. Eben aus der Cyste geschlüpfte Form mit sehr kleiner K.-Pl.-Relation, Wundschuh-Teich I, 3. V. 1913.

Fig. 2. Sommerform aus demselben Teich, 16. VII. 13.

Fig. 3. Herbstform aus demselben Teich, 17. IX. 13.

Fig. 4. Steindorf-Teich I, 16. VII. 13.

Fig. 5. » 17. IX. 13.

Fig. 6. » 26. X. 13.

Fig. 7. Steindorf-Teich II, 16. VII. 13.

Fig. 8. » 17. IX. 13.

Fig. 9. Auer-Teich, 3. VI. 15.

Fig. 10. » 7. VII. 15.

Fig. 11. » 4. VIII. 15.

Fig. 12. » 1. IX. 15.

Tafel XX.

Fig. 13—24 typische Mittelformen verschiedener Seen zur Erläuterung der milieubedingten Lokalvariation der K.-Pl.-Relation. Fig. 13—19 große Rasse, Fig. 20—24 kleine Rasse.

Fig. 13. König-See, 22. VIII. 12.

Fig. 14. Öschenen-See, 30. VII. 14.

Fig. 15. Como-See, 15. VIII. 13.

Fig. 16. Zürich-See, 5. VIII. 13.

Fig. 17. Zürich-See, 5. VIII. 13.

Fig. 18. Lugano-See, 16. VIII. 13.

Fig. 19. Maggiore-See, 13. VIII. 13.

Fig. 20. Kochel-See, 15. VIII. 11.

Fig. 21. Vierwaldstätter-See, 9. VIII. 13.

Fig. 22. Boden-See, 3. VIII. 13.

Fig. 23. Como-See, 15. VIII. 13.

Fig. 24. Lugano-See, 16. VIII. 13.

Fig. 25, 26. Zur Erläuterung der Individualvariation.

Fig. 25. Wundschuh-Teich I, 17. IX. 13. Extrem große Form mit normaler K.-Pl.-Relation; demgemäß mit absolut großem Kern.

Fig. 26. Auer-Teich, 4. VIII. 15. Große Form mit extrem kleinem Kern und demnach sehr kleiner K.-Pl.-Relation.

Tafel XXI.

Fig. 27—36 Individualvariation und Lageveränderungen des Kernes bei lokalisierten Wachstumsprozessen.

Fig. 27. Form mit normaler K.-Pl.-Relation dazu zum Vergleiche.

Fig. 28. Mit bedeutend größerer K.-Pl.-Relation. Diese Form zeigt außerdem deutliche Verlagerung des Kernes gegen das relativ zu kurze und deshalb in kompensatorischem Wachstum befindliche Apicalhorn.

Fig. 29. Relativ viel zu kurzes Apicalhorn mit offenbar kompensatorischem Wachstum und sehr ausgeprägter Verlagerung des Kernes.

Fig. 30. Das Gegenstück zu Fig. 28 und 29. Viel zu kurze Antapical- und Postäquatorialhörner und demgemäß stark exzentrische Lage des die Wachstumsprozesse leitenden Kernes.

Fig. 31. Sehr große individuelle Variation mit gleichsinnig vergrößertem Kern.

Fig. 32—33. Individuelle Größen- und Formschwankungen, die vereinzelt im selben Fang auftreten. Fig. 33 offenbar pathologische Degenerationsform.

Fig. 34, 35. Gleichgroße Formen desselben Fanges mit stark verschiedener K.-Pl.-Relation, wie solche insbesondere im Herbst offenbar als Zeichen gewisser degenerativer Unregelmäßigkeiten in der Karyokinese auftreten.

Fig. 36. Degenerative Form mit lateral exzentrisch gelagertem Kern.

Ceratium Cornutum.

Fig. 37—42 Temporalvariation der K.-Pl.-Relation. (Typische Mittelformen!)

Fig. 37. Bocker-Teich I, 29. VII. 12.
Fig. 38. » 30. III. 13.
Fig. 39. Boeker-Teich II, 26. V. 12.
Fig. 40. » 29. VII. 12.
Fig. 41. » 30. III. 13.
Fig. 42. Boeker-Teich III, 30. III. 13.

Tafel XXII.

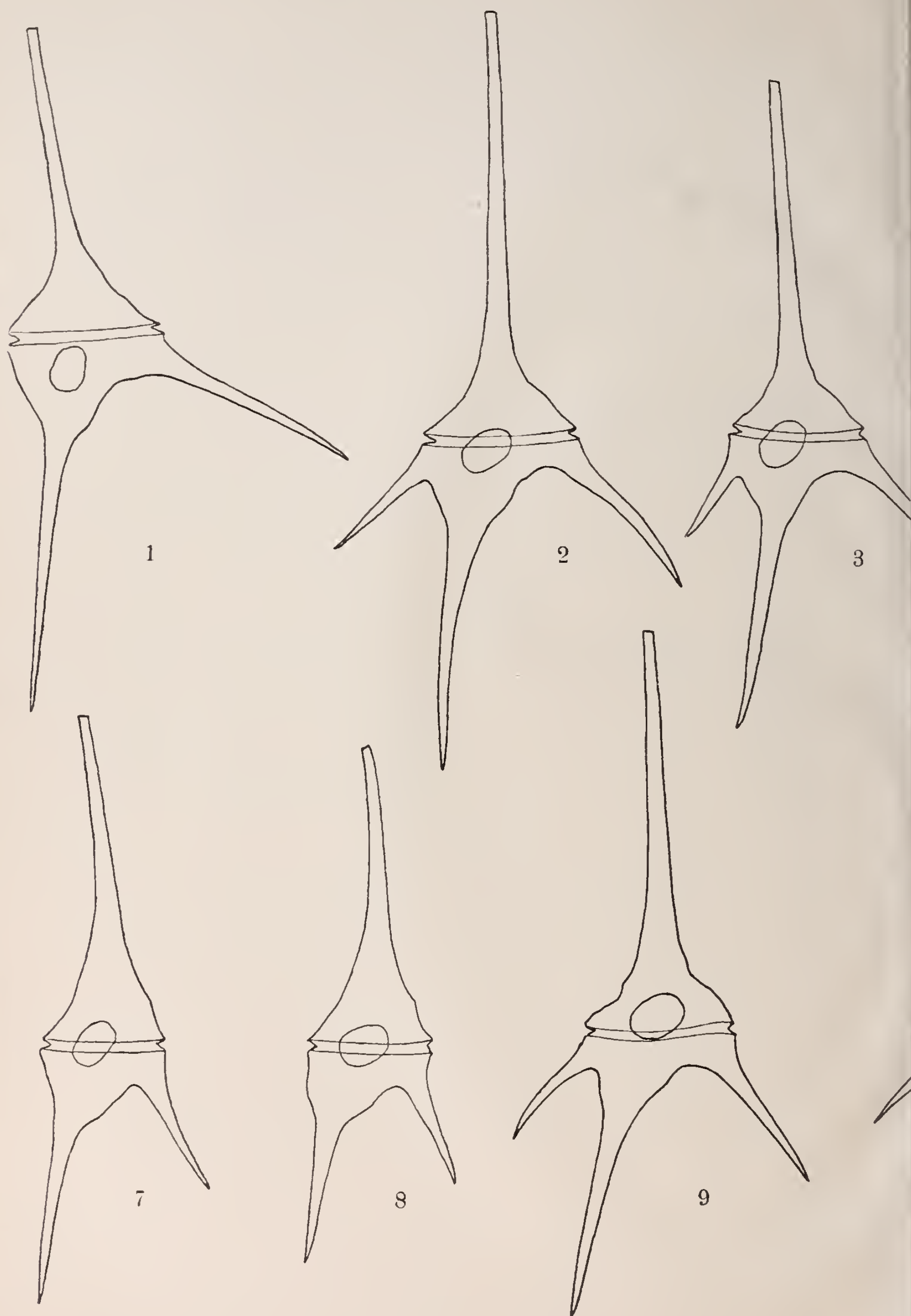
Fig. 43—51 Individualvariation sowie Herausbildung des dritten Hornes im Frühjahr.

Fig. 43. Extrem große Märzform mit entsprechend großem Kern. (Man beachte, um wieviel bedeutender die K.-Pl.-Relation bei *C. Cornutum* als bei *C. hirund.* ist!)

Fig. 44—47. Exemplare aus demselben Fang. (30. III.) Man beobachtet, wie die aus den Cysten kommenden zweikörnigen und plumpen Exemplare (Fig. 44) sich binnen weniger Generationen in dreikörnige, gegliederte umwandeln, die ganz mit den Sommerformen übereinstimmen und nur robuster sind (Fig. 47).

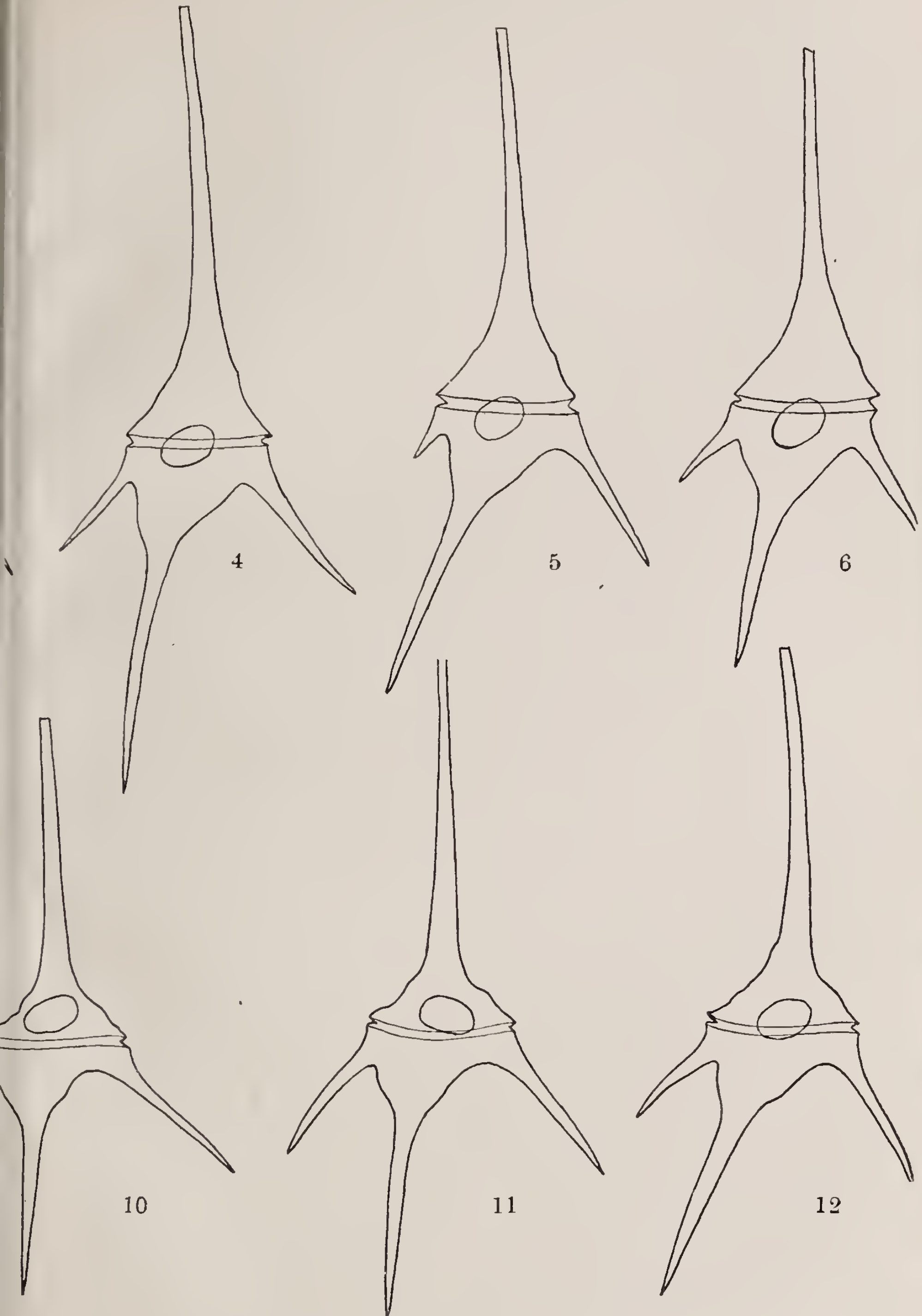
Fig. 48 u. 49. Zwei Formen aus demselben Fang (Juli) mit extrem verschiedenen K.-Pl.-Relationen. Fig. 48 stellt wohl degeneratives Exemplar dar.

Fig. 50 u. 51. Zwei Märzindividuen stark verschiedener Größe mit proportional verschiedener Kerngröße.

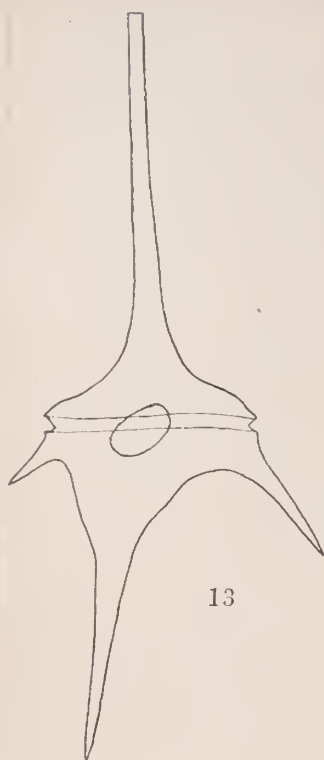


Hartmann.

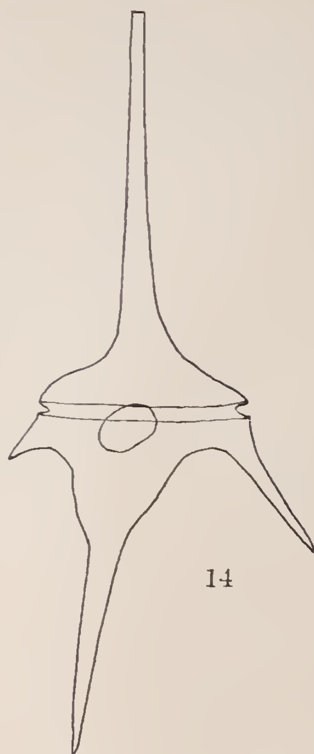
Verlag von Wilhel



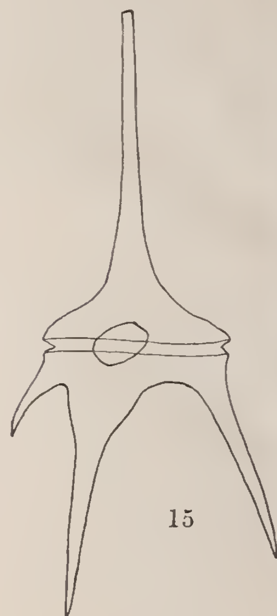
ngelmann in Leipzig.



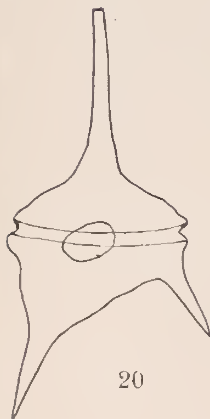
13



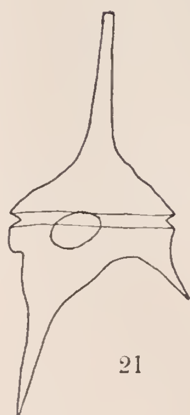
14



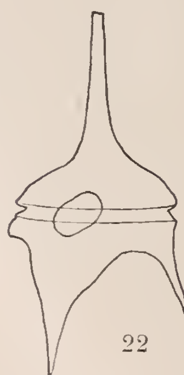
15



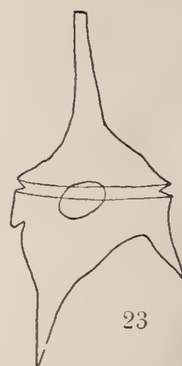
20



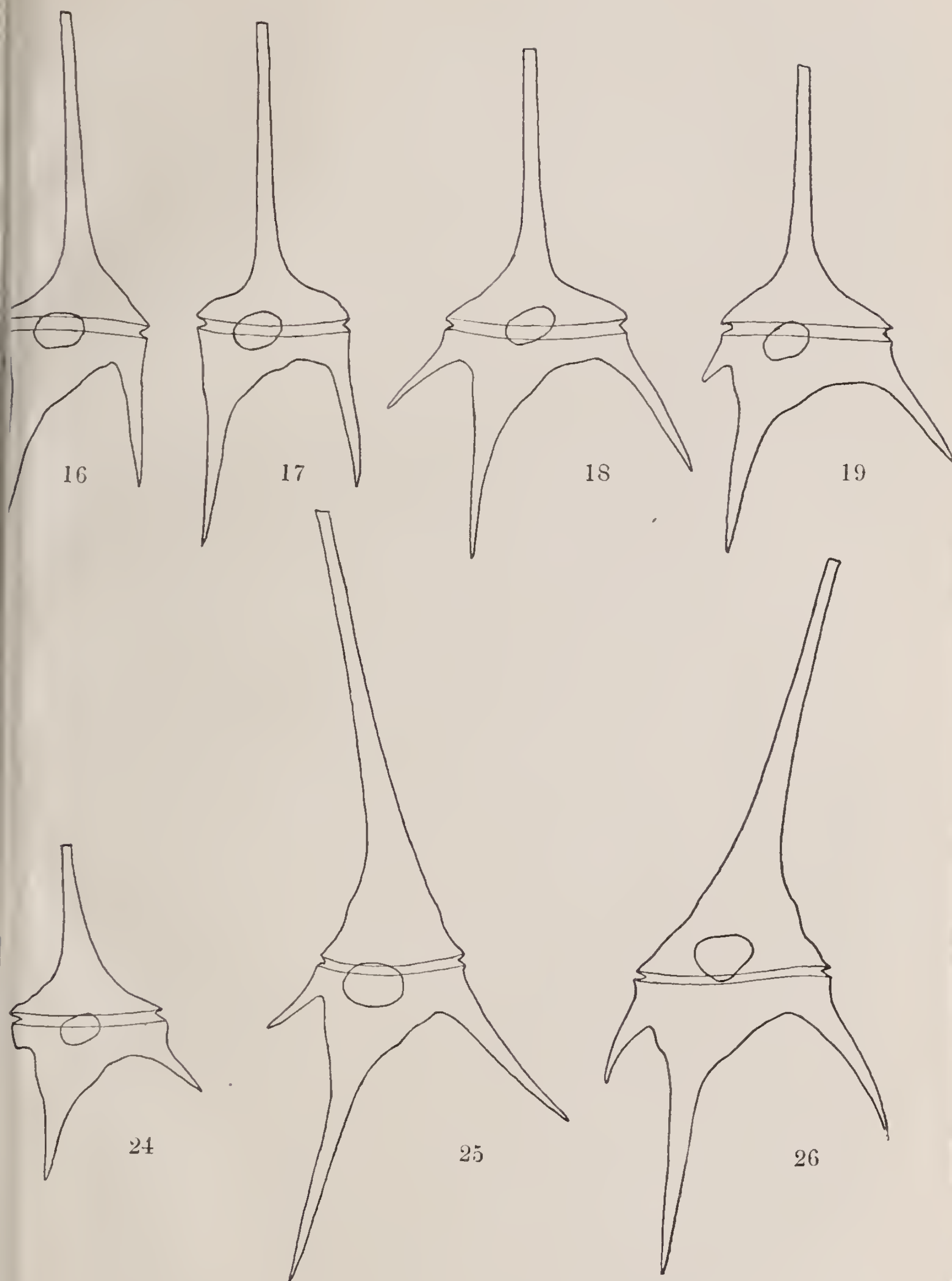
21



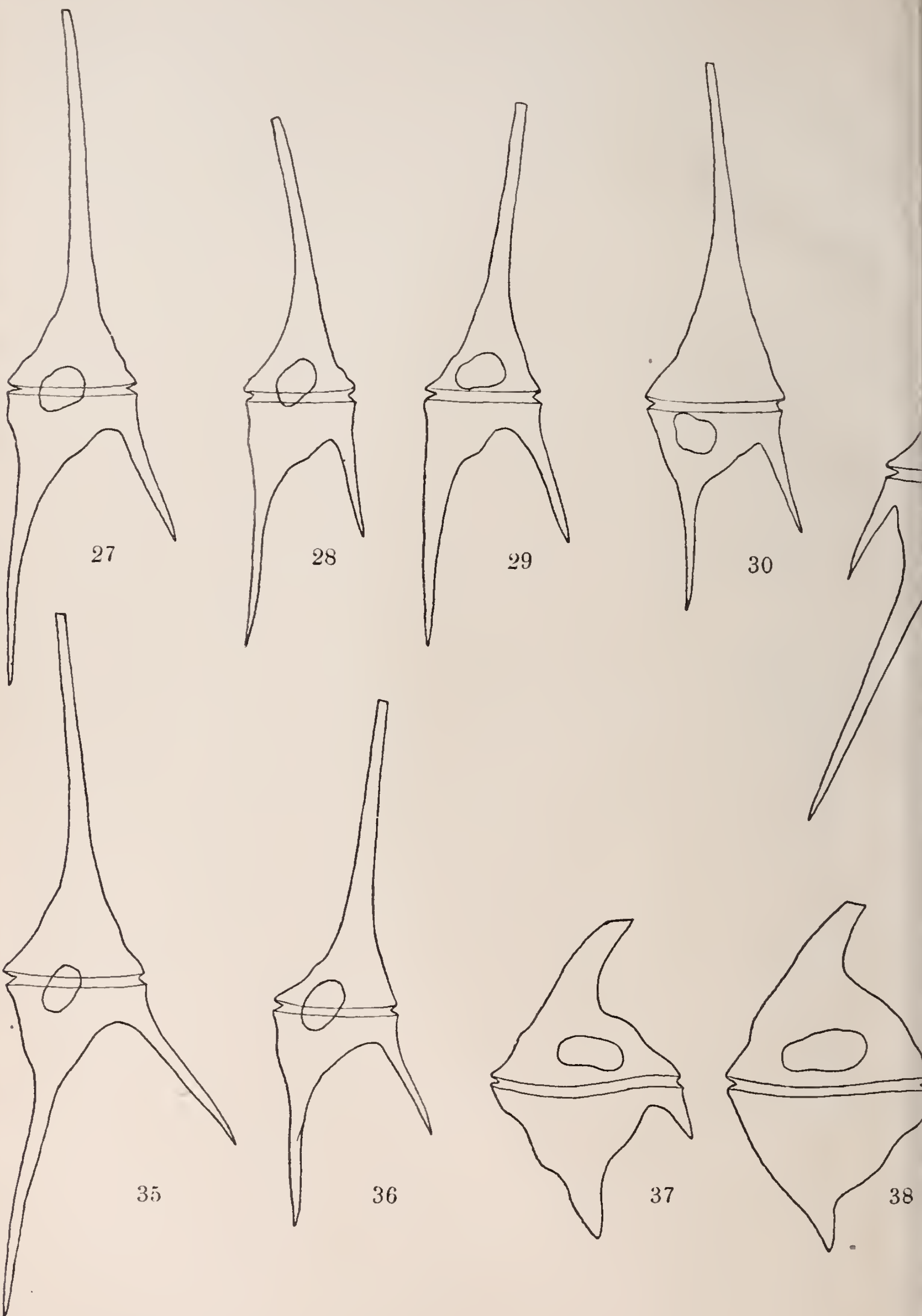
22



23

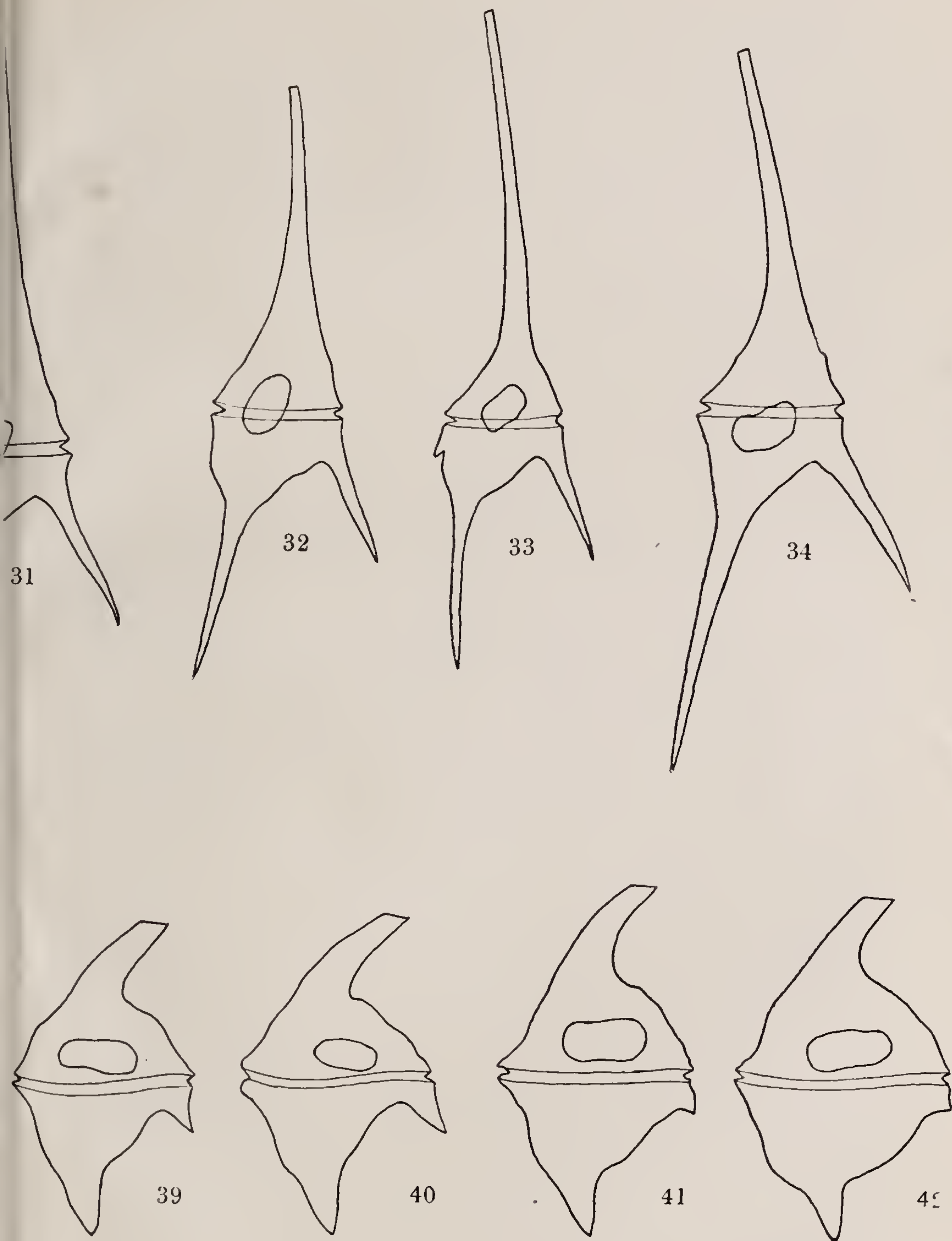


lmann in Leipzig.



Hartmann.

Verlag von Wilhelm



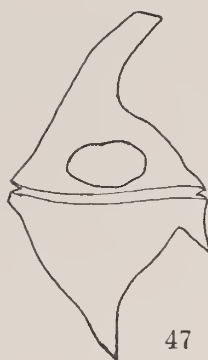
elmann in Leipzig.

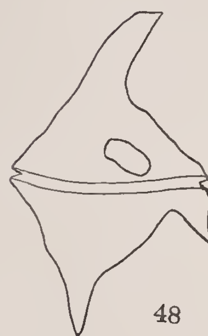

43


44

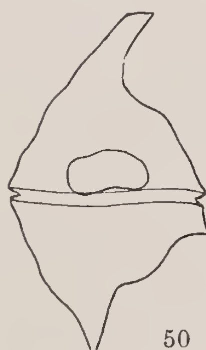

45

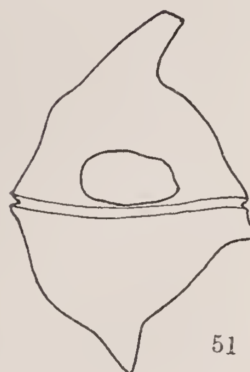

46


47


48


49


50


51

Hartmann.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Die Spermien der Stubenfliege.

Von

E. Ballowitz
in Münster i. W.

Mit Tafel XXIII.

Meine Studien über die Samenkörper der Dipteren[1]) führten mich dazu, auch die Stubenfliege, *Musca domestica* L., zu diesen Untersuchungen heranzuziehen. Die Versuche ergaben bald, daß die Spermien dieser Fliege kein günstiges Objekt sind, um mit geringer Mühe tiefer in die Zusammensetzung der Körper einzudringen, da Mazerationen nur selten gelingen und nicht weitgehend ausfallen. Die in folgendem mitgeteilten Befunde sind daher nach vielfachen Bemühungen und aus sehr zahlreichen Präparaten gewonnen. Wenn ich trotzdem daran festhielt, den feineren Bau auch an diesem spröden Objekt festzustellen, so tat ich es hauptsächlich aus dem Grunde, weil die Stubenfliege ein jedermann zugängliches, leicht zu beschaffendes Untersuchungsmaterial ist.

Zur Untersuchung wurde sowohl der Inhalt des Hodens als auch der Receptacula seminis genommen. Am meisten geeignet erwiesen sich die zu Beginn des Winters eingefangenen Fliegen. Die Methoden waren die gleichen, wie bei meinen früheren Untersuchungen[2]). Wie Fig. 1 der Tafel XXIII zeigt, ist das Spermium der Stubenfliege ein sehr langer und feiner Faden. Die Abbildung wurde nach einem frischen, mit Gentianaviolett gefärbten Präparat gezeichnet. Die Vergrößerung dieser Figur ist die gleiche, wie bei den Abbildungen in meinen früheren Arbeiten über Insektenspermien[3]), d. h. es wurde ein jeder Teilstrich des Winkelschen

[1]) Vgl. meine in diesem Archiv für Zellforschung Bd. 14, 1916 kürzlich erschienene Abhandlung: Die Spermien der Haarmücken, *Bibionidae.*

[2]) Vgl. auch den von mir verfaßten Artikel »Spermien« in der Encyklopädie der Mikroskopischen Technik, herausgegeb. von R. Krause, H. Rosin u. A., II. Aufl.

[3]) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten (I. Coleopteren). Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 50. 3. Heft

Ocular-Mikrometers Nr. 2, mit welchem die Objekte bei Winkels homogener Immersion $^1/_{24}$ (Tubus nicht ausgezogen) gemessen wurden, und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,001 mm wirklicher Objektgröße beträgt, in der Zeichnung gleich 1 mm gesetzt. Alle übrigen Figuren der Tafel XXIII sind bei weit stärkerer Vergrößerung nach Zeissscher homogener Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular Nr. 12 gezeichnet.

Das hintere Ende des Fadens in Fig. 1 der Tafel XXIII ist eine kurze Strecke fein zugeschärft, ein eigentliches, scharf abgesetztes Endstück konnte jedoch nicht erkannt werden. Das vordere Ende des Spermiumfadens erscheint eine Strecke weit merklich verdickt und geht nach hinten allmählich in den alsdann gleichmäßig dünn bleibenden Geißelteil über. Dieses dicke vordere Stück ist intensiv gefärbt und schließt jedenfalls auch den Kopf ein, der sich aber bei dieser Färbung noch nicht abgrenzen läßt. Fig. 2 der Tafel XXIII zeigt das vordere Ende eines in gleicher Weise behandelten Fadens bei weit stärkerer Vergrößerung, trotzdem ist ein Kopf auch jetzt noch nicht zu unterscheiden. Das Gleiche findet auch statt, wenn man durch Osmiumsäuredämpfe fixiertes Material stark mit Gentianaviolett tingiert. Erst nachdem diese letzteren Präparate ein bis zwei Tage unter dem Deckglase feucht gelegen haben, tritt eine Differenzierung ein, indem sich das vordere Fadenende aufhellt und ganz farblos und hell wird. Dieser Abschnitt ist der Kopf des Samenkörpers, wie die Figuren 3—6 der Tafel XXIII erläutern. Der Kopf entspricht aber nicht der ganzen Ausdehnung des vorderen verdickten Fadenteiles, sondern nur etwa gegen zwei Drittel desselben. Bei der nachträglichen Entfärbung des Kopfes bleibt dessen vorderste Spitze intensiv violett gefärbt und bildet somit ein deutlich abgesetztes kleines Spitzenstück (Fig. 3—6).

Ein besonderes Interesse bieten die Insertion der Geißel am hinteren Kopfende und der verdickte vordere Geißelteil dar. Die Anheftung der Geißel findet nämlich unter Bildung eines Absatzes statt, indem eine dünne Fortsetzung der Geißel an dem einen Rande des Kopfes ein gutes Stück in letzteren stiftartig vordringt. An den entfärbten Köpfen ist dies bei günstiger Lage der Köpfe an jedem Spermium sehr auffällig, wie die Figuren 3—6 der Tafel XXIII demonstrieren. Die äußerste Spitze des Stiftes tritt oft in Form eines kleinen Knöpfchens hervor (Fig. 3), doch ist das nicht immer der Fall (Fig. 5 und 6). Auch zeigen sich hier und

---

1890. Derselbe, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 60. Derselbe, Über eigenartige, spiralig strukturierte Spermien mit apyrenem und eupyrenem Kopf bei Insekten. Archiv für Zellforschung, XII. Bd., 1. Heft 1914.

da im Verlaufe des Stiftes kleine Rauhigkeiten, Fig. 4. Ob diese Knöpfchen, wie vermutet werden könnte, Centralkörperchen entsprechen, müssen spermiogenetische Untersuchungen lehren. An Insektenspermien sind einem Zentralkörper entsprechende Endknöpfchen an der ausgebildeten Geißel ja für gewöhnlich nicht nachweisbar. Die Basis des Stiftes geht unter Abschrägung in den breiten Absatz der Geißel, an welchem der Kopf aufhört, über.

In Kochsalzlösungen quellen die Köpfe und lösen sich bis auf das Spitzenstück vollständig auf. Man erhält alsdann an den Geißelenden die jetzt frei vorragenden Stifte (Fig. 7—10 der Tafel XXIII), an deren freiem Ende häufig wieder ein kleines Knöpfchen sichtbar ist, Fig. 8—10.

Das Stiftchen variiert in seiner Länge etwas; in einem Falle war es so lang, daß es fast bis zur Mitte des Kopfes reichte.

Es fragt sich nun, wodurch die Verdickung des vorderen Geißelabschnittes hinter dem Kopf hervorgerufen wird. Mir gelang der Nachweis, daß dies durch eine besondere Faser verursacht wird, die nur kurz ist, nach hinten hin sich verjüngt und ganz fein zugeschärft aufhört. In mit Gentianaviolett gefärbten frischen Präparaten und auch in Deckglas-Trockenpräparaten sind der Absatz und der sich daran anschließende Rand der Verdickung gewöhnlich dunkler gefärbt, als der Stift und der auf diesen folgende Geißelrand, Fig. 7 und 9 der Tafel XXIII. Bisweilen erschien der dunkle Rand leicht eingebogen, Fig. 6 der Tafel XXIII. Dieser dunkle Rand kann sich nun ablösen und zu einer freien Faser werden. In Fig. 8 ist die Ablösung nur ganz vorne erfolgt, in Fig. 10 vorne und hinten. Aber auch völlig abgetrennte Fasern habe ich gesehen. Die Ablösung erfolgt aber nur selten und dann gewöhnlich auch nur auf kleine Strecken. Am häufigsten sah ich sie noch an Deckglas-Trockenpräparaten von mit physiologischer Kochlalzlösung diluiertem und mit Gentianaviolett gefärbtem Material. Die Figuren 11—13 der Tafel XXIII stellen die vorderen Enden dreier Spermien aus solchen Deckglas-Trockenpräparaten dar. Der Kopf ist intensiv gefärbt und daher nicht deutlich von der Geißel abzugrenzen. Hinter dem Kopf fällt eine Faser auf, welche sich ziemlich in ganzer Ausdehnung von der Hauptfaser der Geißel abgelöst hat. In Fig. 11 liegt sie noch dicht neben der Hauptfaser und parallel derselben, in den Figuren 12 und 13 hat sich ihr hinteres freies Ende mehr oder weniger weit von der Geißel entfernt. An solchen Stellen erkennt man die eigentümliche Form der Faser, welche vorne am dicksten ist, nach hinten hin sich allmählich verdünnt und mit einer sehr feinen, lang ausgezogenen Spitze endigt. Sie erstreckt sich nur so weit, als die Geißelverdickung reicht.

Diese eigentümlich kurze Faser ist wohl die gleiche Bildung, wie ich sie zuerst an den Spermien von *Hydrophilus* aufgefunden und als »Wimpelfaser« beschrieben habe[1]). Später habe ich sie auch noch bei anderen Insekten (Dytisciden)[2]) und neuerdings bei den Haarmücken[3]) nachgewiesen; wenigstens möchte ich die bei letzteren vorkommende kurze, mit dem Kopf in Zusammenhang bleibende Faser für die gleiche Bildung halten. Ob diese Wimpelfasern vielleicht die morphologische Bedeutung eines bei anderen Tieren, besonders den Vertebraten, vorhandenen Verbindungsstückes besitzt, welches den Insektenspermien sonst fehlt, mag dahingestellt bleiben.

Diese Mazerationsbilder beweisen auch auf das deutlichste, daß der in den Kopf vorragende Stift die direkte Fortsetzung der Hauptfaser der Geißel ist, Fig. 8 und 10 der Tafel XXIII.

Die Hauptfaser der Geißel zerfällt in den Kochsalzmazerationen nun häufig in zwei Fasern, von denen die eine oft dünner und etwas schwächer gefärbt erscheint, wie es im oberen Teil des Geißelfadens der Fig. 14 der Tafel XXIII zu sehen ist. Seltener wird ein weiterer Zerfall in drei Fasern beobachtet. In dem unteren Geißelteil der Fig. 4 der Tafel XXIII erscheint die Geißel auf eine lange Strecke in drei Fasern zerlegt, von denen die eine, etwas feinere sich wiederum in drei feinste Fädchen auflöst; ein solcher feinfädiger Zerfall wurde wiederholt beobachtet. Fig. 15 schließlich zeigt ein vorderes Spermiumende mit fädig zerfallenem Geißelteil gleichfalls aus einer Kochsalzmazeration. Der Kopf ist mit Gentianaviolett dunkel gefärbt und daher von der Geißel nicht deutlich abgrenzbar. Die Geißel ist in drei völlig voneinander getrennte Fasern zerspalten. Der unteren Faser liegt noch die deutlich unterscheidbare Wimpelfaser als vierte Faser an und reicht so weit, wie die ursprüngliche vordere Geißelverdickung, welche sie ja, wie wir gesehen haben, verursacht.

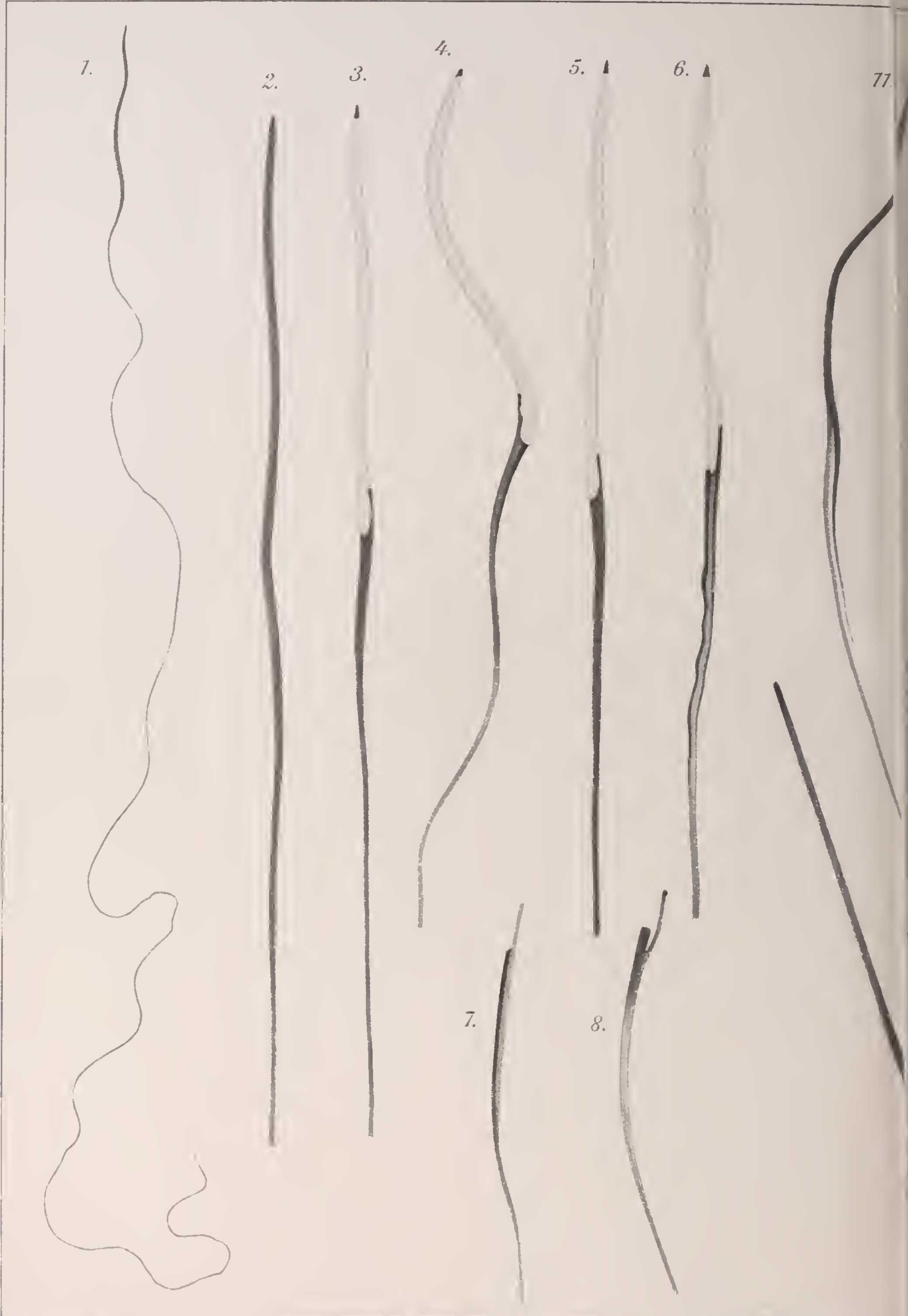
So weitgehende und klare Mazerationen, wie die in Fig. 14 und 15 der Tafel XXIII dargestellten, sind bei der Stubenfliege selten. Sie zeigen, daß hier wohl dieselbe Struktur vorliegt, wie ich sie bei den Haarmücken, *Bibionidae*, in einer in diesem Archiv für Zellforschung[4]) kürzlich erschienenen Abhandlung beschrieben und abgebildet habe, wenn wir von dem bei den Bibioniden vorkommenden enorm langen Endstück absehen. Auch bei den Haarmücken stellte ich eine Zusammensetzung der Geißel aus drei

[1]) Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 50, 1890.

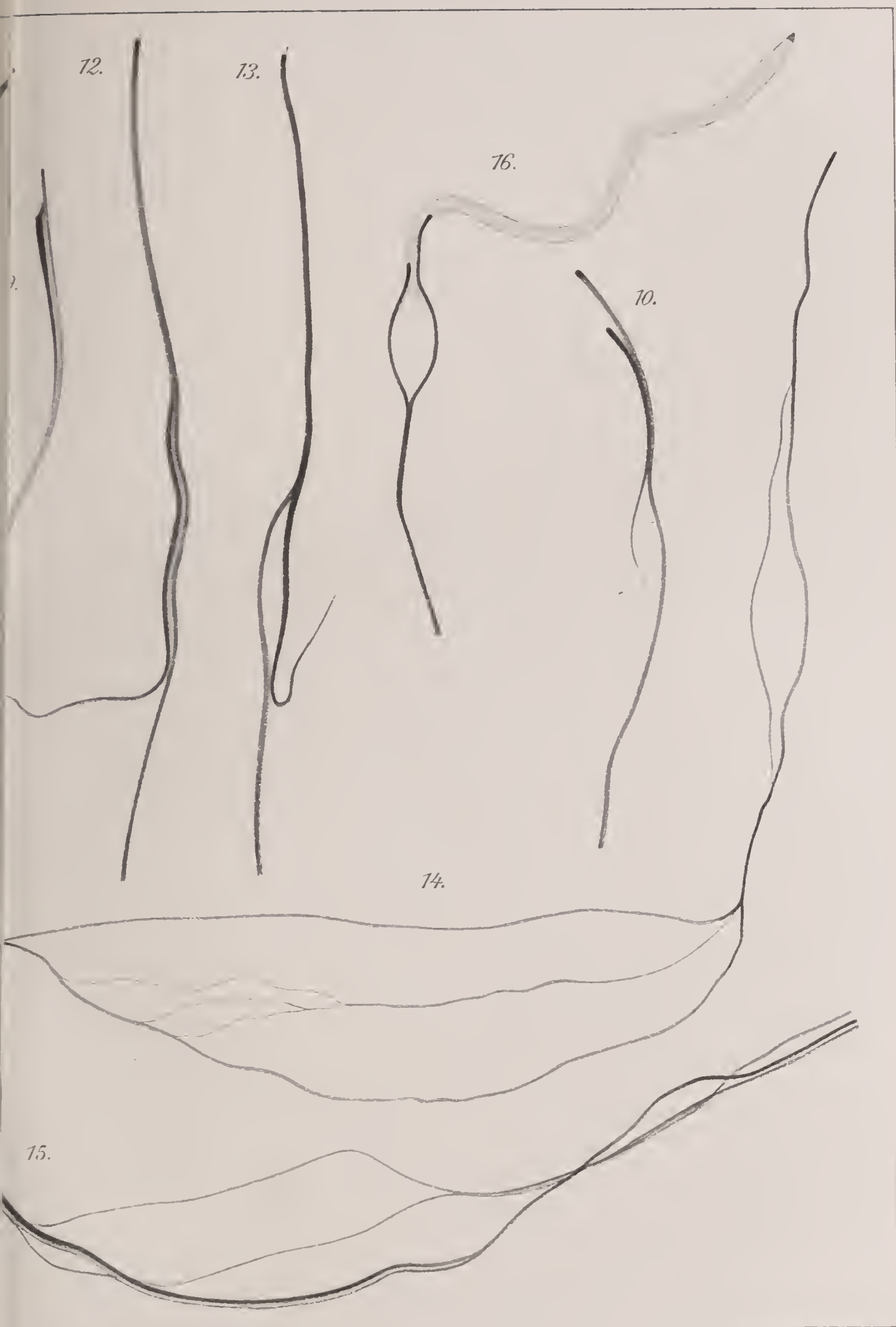
[2]) Ebendort, Bd. 60.

[3]) Archiv für Zellforschung, Bd. 14, 1915.

[4]) l. c.



Wilhelm E



nann in Leipzig

Fasern fest, von denen die dünnere sich wieder aus zahlreichen Fibrillen aufbaut; dazu kommt dann noch eine kurze, mit dem Kopfe in Verbindung stehende Wimpelfaser. Bei den Bibioniden, die für diese Untersuchungen ein hervorragend günstiges Material lieferten, offenbarten die sehr vollständigen Zerfallbilder in den Mazerationen auf das leichteste und klarste die innere Struktur der Spermien, und scheint nach den obigen Befunden an der Stubenfliege diese Struktur bei den Dipteren und auch wohl noch bei anderen Insektengruppen eine allgemeinere Verbreitung zu haben.

Tafelerklärung.

Tafel XXIII.

Alle Figuren beziehen sich auf die Spermien der Stubenfliege *Musca domestica* L. Fig. 1 ist in dem gleichen Größenverhältnis gezeichnet, wie die Abbildungen in meinen früheren Arbeiten über Insekten-Spermien, d. h. es wurde ein jeder Teilstrich des Winkelschen Ocular-Mikrometers Nr. 2, mit welchem die Objekte bei Winkels homogener Immersion $^1/_{24}$ (Tubus nicht ausgezogen) gemessen wurden und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,001 mm wirklicher Objektgröße beträgt, in der Zeichnung = 1 mm gesetzt. Alle übrigen Figuren der Tafel sind bei weit stärkerer Vergrößerung nach der Zeissschen homogenen Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compensationsocular Nr. 12 in ziemlich dem gleichen Größenverhältnis gezeichnet.

Fig. 1. Ganzes Spermium, frisch mit Gentianaviolett gefärbt.

Fig. 2. Vorderes Ende des Samenkörpers bei stärkerer Vergrößerung nach der gleichen Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 3—6. Vordere Enden von vier Spermien nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und Gentianafärbung. Die Präparate hatten 2 Tage feucht unter dem Deckglase gelegen. Der vordere intensiv gefärbte Kopf hat sich entfärbt und ist ganz hell geworden. Infolgedessen treten das kleine, gefärbt bleibende Spitzenstück und die Insertion der Geißel sehr klar hervor. Bei letzterer sieht man die stiftartige Fortsetzung der Geißel in den Kopf. In Figur 3 und 4 befindet sich am vorderen Ende des Stiftes ein deutlicher Endknopf, in Fig. 4 darunter auch noch eine kleine Rauhigkeit. Hinter dem Kopf ist die Geißel eine Strecke weit verbreitert; in Fig. 6 ist der eine der Stiftseite gegenüberliegende, dunkel gefärbte Rand der Verdickung leicht eingebogen.

Fig. 7—10. Vorderer Geißelteil von vier Spermien nach vollständiger Auflösung des Kopfes. Kochsalzmazeration, Färbung mit Gentianaviolett. In Fig. 7 und 8 ist die dunkler gefärbte Wimpelfaser, welche die vordere Geißelverdickung und den Absatz an der Basis des Stiftes verursacht, deutlich von der Hauptfaser der Geißel zu unterscheiden. In Fig. 8 hat sich die Wimpelfaser vorne, in Fig. 10 auch mit ihrem hinteren Ende, von der Hauptfaser abgelöst; man sieht, daß der Stiftfortsatz direkt in die Hauptfaser übergeht. In Fig. 8—10 am freien Ende des Stiftes ein deutliches Endknöpfchen.

Fig. 11—13. Vordere Enden von drei Spermien, aus einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparat. Der Kopf ist intensiv gefärbt und nicht deutlich

von der Geißel abzugrenzen. Im Bereich der vorderen Geißelverdickung hat sich die hintere fein zugespitzte Wimpelfaser mehr oder weniger vollständig abgelöst.

Fig. 14. Stück der Geißel aus ihrem mittleren Abschnitt. Kochsalzmazeration, Gentianafärbung. Oben hat sich die Geißel in zwei ungleich dicke Fasern gespalten, im unteren Teil ist sie auf eine große Strecke in 3 Fasern zerlegt. Von diesen ist die mittlere, dünnere wiederum in drei feine Fädchen aufgelöst.

Fig. 15. Vorderer Teil eines Spermiums aus einer Kochsalzmazeration nach Gentianafärbung. Der Kopf ist intensiv gefärbt und nicht deutlich von der Geißel abgrenzbar; die letztere ist in großer Ausdehnung in drei Fasern zerlegt. Der unteren Faser liegt im Bereich des ursprünglich dickeren Geißelstückes die deutlich unterscheidbare Wimpelfaser als vierte Faser an.

Zur Kenntnis der Gelbzellen, Xanthophoren, in der Haut von Blennius.

Von

E. Ballowitz

in Münster i. W.

Mit Tafel XXIV.

Bei meinen Chromatophorenstudien war mir an den Gelbzellen, den Xanthophoren, in der Haut der Knochenfische mehrfach aufgefallen, daß in diesen Farbzellen bisweilen zwei Arten von Farbstoffkörnchen vorhanden sind, die voneinander nach Größe und Färbung sehr abweichen. Die einen sind äußerst fein, staubartig und nur schwach gelblich gefärbt. Die anderen Farbstoffkörnchen dagegen erscheinen als größere, dunklere, bräunlich oder rötlich gefärbte Kügelchen, die in den Zellen weniger zahlreich als die kleinen vorhanden sind.

Zuerst habe ich bei bestimmten Gobiiden[1]) darauf hingewiesen, daß in ihren Gelbzellen eine centrale kugelige Anhäufung gröberen roten Pigmentes angetroffen wird. Das ist besonders bei älteren Tieren der Fall, wird aber auch bei jungen beobachtet. Breitet sich das Pigment solcher Zellen aus, so wandern von der centralen Kugel rote Körnchen in radiärer Richtung gegen die Peripherie ab.

Ferner stellte ich bei einigen Zierfischen[2]) fest, daß die Gelbzellen mit zwei verschieden gefärbten Körnchenarten erfüllt sind, nämlich braunroten und gelblichgrauen. Die ersteren sind weniger zahlreich und bedingen die braunrote Färbung; meist sind sie auch größer, als die sehr feinen, gelblichgrauen. Das Interessante und Eigenartige dabei ist, daß der gelbe, in den kleinen Körnchen sitzende Farbstoff zu den Lipochromen gehört, die in Alkohol sehr leicht und vollständig löslich sind; die braun-

[1]) E. Ballowitz, Über schwarzrote und sternförmige Farbzellenkombinationen in der Haut von Gobiiden. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophorenvereinigungen bei Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. CVI, Heft 4, 1913.

[2]) E. Ballowitz, Über Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochenfischen. Arch. f. mikroskopische Anatomie, Bd. 82, Abt. I, 1913.

roten Farbstoffkörnchen erwiesen sich dagegen bei diesen Zierfischen als alkoholbeständig.

Auch bei andern Knochenfischen, z. B. dem Dorsch, habe ich ähnliches angetroffen und sah ich in den Xanthophoren zwei differente Körnchen, welche sich aber in Alkohol beide leicht lösten.

Am auffälligsten war dies bei *Blennius ocellaris* L., welchen Knochenfisch ich während eines Studienaufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel im April des Jahres 1913 untersuchen konnte.

Diesen Eigentümlichkeiten vieler Gelbzellen ist bisher keine Aufmerksamkeit geschenkt worden. Nur Prowazek[1]) erwähnt beiläufig vom *Crenilabrus griseus*, daß in den gelben Pigmentzellen um eine Sphärenstelle ein gröberes orangerotes Pigment vorkommt.

Da ich wohl so bald nicht wieder Gelegenheit haben werde, lebende Exemplare von *Blennius ocellaris* L. zu erhalten, will ich in folgendem meine an dem genannten Fisch gemachten Beobachtungen an der Hand der beigefügten Tafel XXIV mitteilen.

Die Abbildungen der Tafel wurden in Neapel nach den lebensfrischen Präparaten angefertigt. Die Präparate stellte ich in der Weise her, daß den frisch getöteten Fischen Stücke der Rückenhaut abpräpariert, in physiologischer (0,75%iger) Kochsalzlösung horizontal ausgebreitet und sofort unter dem Deckglas untersucht wurden.

Die Abbildungen 1—5 der Tafel XXIV zeigen einzelne Gelbzellen und Gruppen davon aus der Rückenhaut von *Blennius*. Die Form der Gelbzellen ist in dem Zustande der ausgebreiteten gelben Pigmentmasse unregelmäßig, sternförmig mit breiten, wenig zahlreichen Fortsätzen. Die feinen Körnchen, welche die gelbe Farbe hervorrufen, sind bei der angewandten, schwächeren Vergrößerung nicht zu unterscheiden. In der Mitte fast aller Xanthophoren befindet sich eine dunkler gefärbte Scheibe, welche von braunroten Pigmentkörnchen gebildet wird, die aber eine centrale helle Stelle freilassen; letztere ist wohl ohne Zweifel als Sphärenfleck zu deuten. In der Scheibe ist meist eine radiäre Anordnung der braunroten Körnchen zu erkennen. Oft überragen auch radiäre dunkle Körnchenreihen den Rand der Scheibe und dringen verschieden weit gegen die Peripherie vor. Sehr auffällig wird dies an der linken Zelle der Abbildung 3. Hier ist in einem besonders langen Zellenarm noch eine Anzahl braunroter Pigmentkörnchen liegen geblieben. Offenbar rühren diese Körnchenreihen noch aus dem Expansionsstadium der Pigmentzelle her, in welchem die braunroten Körnchen völlig ausgebreitet waren.

---

[1]) S. Prowazek, Beitrag zur Pigmentfrage. Zoologischer Anzeiger 1900, Bd. 23.

Ein besonderes Interesse bietet die in Abbildung 6a und 6b der Tafel XXIV gezeichnete Gruppe dreier Gelbzellen. In Fig. 6a ist das gelbe Pigment noch zum Teil ausgebreitet. Die gelben Fortsätze liegen dabei so dicht aneinander, daß sie zusammen zu fließen scheinen, und das Ganze als eine große Gelbzelle imponieren könnte. Nur die drei braunroten Scheiben zeigen an, daß es sich um drei selbständige Gelbzellen handelt. Die braunrote Körnchenmasse ist schon zum größten Teil zusammengeballt; nur von den zwei oberen Scheiben strahlen noch zahlreiche Körnchenreihen aus.

Fig. 6b der Tafel XXIV zeigt dieselbe Stelle fünf Minuten später; das mit Wachsring versehene, in physiologischer Kochsalzlösung befindliche Präparat war unter dem Mikroskop bei der gleichen Einstellung liegen geblieben. Nunmehr hat sich auch das gelbe Pigment zusammengeballt, so daß drei isolierte, rundliche, gelbbraune Pigmentflecke entstanden sind, in deren Mitte sich der Sphärenfleck deutlich erhalten zeigt.

Gewöhnlich hatten in den Präparaten, nachdem sie eine Viertelstunde unter dem Deckglas gelegen hatten, alle vorher sternförmigen Gelbzellen ihr Pigment zusammengeballt und gleiche kreisrunde oder annähernd kreisrunde Begrenzung erhalten.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die Zusammenballung und Ausbreitung der beiden Körnchenarten, des gelben und des braunroten Pigments, nicht gleichzeitig erfolgt, sondern zu verschiedener Zeit. Zuerst ballen sich die roten Pigmentmassen zusammen, dann folgen die gelben langsam nach.

Durch frühere Untersuchungen[1]) habe ich für die Melanophoren und die Erythrophoren wahrscheinlich gemacht, daß das Pigment in radiären, in großer Zahl im Chromatophoren-Protoplasma vorhandenen feinsten Kanälchen fließt, und bin ich geneigt, auch für die Gelbzellen die gleiche Struktur anzunehmen. Die Gelbzellen sind aber mit Bezug auf diesen Punkt weit schwieriger zu untersuchen. Es drängt sich mir die Vermutung auf, daß die gröberen roten und die feinen gelben Pigmentkörnchen je in einem besonderen Kanalsystem des Protoplasmas zirkulieren.

Auch beanspruchen die obigen Beobachtungen mit Bezug auf die Herkunft der Rotzellen ein Interesse, da ich bei Gobiiden[2]) für die Rot-

---

[1]) E. Ballowitz, Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophorenprotoplasmas. Nach Beobachtungen an der lebenden Pigmentzelle und nach kinematographischen Aufnahmen. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. 157, 1914. Vgl. auch: E. Ballowitz, Zur Kenntnis des feineren Baues des Chromatophorenprotoplasmas. Archiv für Zellforschung, XII. Bd. 1914.

[2]) a. a. O.

zellen nachgewiesen habe, daß sie durch Umwandlung aus den Gelbzellen hervorgehen.

Leider war die Zeit meines Aufenthalts in Neapel zu kurz, auch wurde ich damals zu sehr durch andere Untersuchungen in Anspruch genommen, um diesen Fragen näher zu treten, was ich um so mehr bedauere, als mir die Haut von *Blennius ocellaris* L. für diese Studien sehr geeignet erschien.

Tafelerklärung.

Tafel XXIV.

Die Zeichnungen wurden in Neapel nach lebensfrischen Hautpräparaten von *Blennius ocellaris* L. angefertigt, welche in physiologischer Kochsalzlösung lagen und unter dem Deckglas horizontal ausgebreitet waren.

Fig. 1—5. Vereinzelte, bzw. zu Gruppen zusammengelagerte Gelbzellen aus der Rückenhaut. Das gelbe Pigment ist noch zum größten Teil in den Protoplasmafortsätzen der Zellen ausgebreitet. Das braunrote gröbere Pigment hat sich dagegen zum größten Teil um die als heller Fleck erscheinende centrale Sphäre zurückgezogen; nur in der einen Zelle der Figur 3 ist es noch in einem Fortsatz als langer Streifen liegen geblieben. Leitz, Obj. 7, Ocul. 3.

Fig. 6a und 6b. Eine Gruppe von 3 Gelbzellen aus der Rückenhaut bei etwas stärkerer Vergrößerung. In Fig. 6a ist das gelbe Pigment noch zum größten Teil in den Fortsätzen ausgebreitet. Das braunrote Pigment ist fast ganz auf drei Zentren konzentriert. Fig. 6b zeigt dieselbe Stelle 5 Minuten später. Das gelbe Pigment hat sich gleichfalls aus allen Fortsätzen zurückgezogen und um die helle Sphäre zusammengeballt. Die drei Gelbzellen erscheinen daher als voneinander getrennte gelbrote Scheiben. Zeiss homogene Immersion 2 mm, Compensations-Ocular 6.

Über die Vereinigungen der Rotzellen mit Guaninzellen in der Haut von Mullus und Crenilabrus.

Von

E. Ballowitz
in Münster i. W.

Mit Tafel XXV.

In einer in diesem Archiv für Zellforschung kürzlich erschienenen Abhandlung[1]) habe ich eigenartige Vereinigungen der Rotzellen mit Iridocyten beschrieben, welche ich in der Haut eines aus Afrika stammenden Zierfisches, des *Hemichromis bimaculatus* Gill, auffand und als Erythroiridosome bezeichnet habe. Eine meist größere Anzahl von mit Guaninkristallen beladenen Iridocyten hat sich hier zu einem von der Umgebung deutlich abgegrenzten, kapselartigen Körper vereinigt, welcher in sich einen größeren Hohlraum einschließt; von diesem führen mehrere zwischen den Iridocyten verlaufende Kanäle nach außen. Diese durch Zusammenschluß der Iridocyten entstandenen Körper habe ich als Iridosome benannt. Der Hohlraum der Iridosome wird nun von einer großen Rotzelle ausgefüllt, welche ihre Fortsätze durch die Kanäle nach außen in das umliegende Bindegewebe sendet. Hier verzweigen sich die Fortsätze und liegen als in ihrer Form beständige permanente Zellbestandteile in den Gewebsspalten der Haut. In den zahlreichen Kanälchen des Erythrophorenprotoplasmas[2]) strömen nun die Pigmentkörnchen ein und aus. Bei Ballung des Pigmentes sammeln sie sich im Innern des Iridosoms an, bei Ausbreitung strömen sie

---

[1]) E. Ballowitz, Über die Erythrophoren und ihre Vereinigungen mit Iridocyten und Melanophoren bei *Hemichromis bimaculatus* Gill. Vierter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren und Chromatophorenvereinigungen bei Knochenfischen. Archiv für Zellforschung, Bd. XIV, 1915.

[2]) Vgl. E. Ballowitz, Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophorenprotoplasmas. Nach Beobachtungen an der lebenden Pigmentzelle und nach kinematographischen Aufnahmen. Pflügers Archiv f. d. gesamte Physiologie, Bd. 157, 1914.

in die Peripherie der Fortsätze. So wird der Metallglanz der Iridocyten modifiziert und die Färbung sowie der Farbenwechsel der Haut hervorgerufen.

Diese Erythroiridosome gleichen mithin in allem vollständig den früheren von mir beschriebenen Melaniridosomen[1]), nur daß an Stelle des Melanophoren bei ihnen ein Erythrophor getreten ist.

Im Anschluß an die zitierte Abhandlung will ich in folgendem einige Beobachtungen veröffentlichen, welche ich während eines Studienaufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel im April des Jahres 1913 machte. Leider war dieser Aufenthalt zu kurz, um meine Beobachtungen weiter ausdehnen und in ähnlicher Weise vertiefen zu können, wie es mir bei der Untersuchung der Rotzelle von *Mullus*[2]) glückte. Immerhin bieten die zu schildernden Befunde insofern ein besonderes Interesse, als sie gewissermaßen den Entwicklungsgang der Erythroiridosome erkennen lassen, wenn auch die Ausbildung der letzteren bei den genannten untersuchten Mittelmeerfischen nicht so vollkommen ist, wie bei *Hemichromis*.

Die Beobachtungen machte ich an der Haut der beiden Mullusarten, *M. barbatus* L. bzw. *M. surmuletus* L., und an einem kleinen bräunlichen *Crenilabrus*. welcher aber leider nicht näher bestimmt wurde.

Die Hautstücke wurden von den frisch getöteten Tieren abpräpariert, in physiologischer Kochsalzlösung ausgebreitet und in überlebendem Zustande sofort untersucht, weil sich besonders die Rotzellen sehr bald nach dem Tode verändern. Die Figuren der Tafel XXV sind nach solchen lebensfrischen Präparaten gezeichnet.

Die Haut von *Mullus* ist sehr reich an Guaninzellen und Erythrophoren, wenn wir von den andern Farbstoffzellen, den Melanophoren und den Gelbzellen, hier absehen. Man muß solche Hautstellen wählen, an welchen die Guaninzellen keine zu dichte Lage bilden. Man erkennt dann, daß die Guaninzellen, welche, wie Figur 4 der Tafel XXV bei stärkerer Vergrößerung zeigt, mit großen, länglichen, irisierenden Guaninkristallen

---

[1]) E. Ballowitz, Über chromatische Organe in der Haut von Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. 42, Nr. 7/8, 1912. Derselbe, Die chromatischen Organe in der Haut von Trachinus vipera Cuv. Ein Beitrag zur Kenntnis der Chromatophorenvereinigungen bei Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIV, Heft 3, 1913. Derselbe, Die chromatischen Organe, Melaniridosomen, in der Haut der Barsche (*Perca* und *Acerina*). Dritter Beitrag zur Kenntnis der Chromatophorenvereinigungen bei Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CX, Heft 1, 1914.

[2]) E. Ballowitz, Über die Erythrophoren in der Haut der Seebarbe, *Mullus* L., und über das Phänomen der momentanen Ballung und Ausbreitung ihres Pigmentes. Arch. f. mikroskopische Anatomie Bd. 83, Abt. I, 1913.

reichlich versehen sind, die Neigung haben, sich in parallel der Hautoberfläche verlaufenden Strängen anzuordnen und mit ihnen Netze zu bilden.

Die Figur 2 der Tafel XXV zeigt den einfachsten Fall bei schwächerer Vergrößerung. Zahlreiche Guaninzellen haben sich zu länglichen Streifen vereinigt, die ein lockeres, weitmaschiges Netz bilden. Dazwischen sind zahlreiche Schwarzzellen und besonders auch Rotzellen ausgestreut. In dieser Figur, ebenso wie in Figur 3 und 4 der Tafel XXV, haben alle Rotzellen ihr rotes Pigment in der centralen Scheibe zusammengeballt. Wie Figur 2 erläutert, folgen nun sehr häufig die Rotzellen den Iridocytensträngen und legen sich ihnen dicht an. In der Abbildung 2 sind die meisten Rotzellen den Iridocytensträngen dicht angelagert. Ihre Anlagerung ist aber nur eine oberflächliche; vor allem sind dort, wo die Rotzellen sich angelagert haben, noch keine Verdickungen und konzentrische Zusammenlagerungen der Iridocyten entstanden. Das letztere ist dagegen der Fall in Abbildung 4, welche bei starker Vergrößerung sechs Erythrophoren in Verbindung mit Guaninzellen zeigt. Dort, wo die Rotzellen den Guaninmassen anliegen, finden sich ansehnliche Verdickungen der Guaninmassen, in welchen man die einzelnen Iridocyten in frischen Präparaten aber nicht unterscheiden kann. Diese mit je einer Rotzelle versehenen Iridocytenvereinigungen sind aber noch nicht völlig isoliert, sondern hängen noch unter sich strangartig zusammen.

Figur 3 der Tafel XXV demonstriert bei schwächerer Vergrößerung ein weiteres Stadium. Der Netzverband der Guaninzellenstränge hat sich gelockert, so daß die Stränge in verschieden große Stücke zerfallen sind. Alle Stellen der Guaninsträuge, an welche Rotzellen angelagert sind, erscheinen wesentlich verdickt und sehr deutlich von der Umgebung abgesetzt. Dort, wo diese Guaninverdickungen noch strangartig zusammenhängen, finden sich zwischen ihnen auffällige Einschnürungen, so daß es den Anschein hat, daß sie im Begriff sind, sich voneinander abzuschnüren. Die Abschnürung ist dann an mehreren Stellen schon erfolgt, so daß wir in Figur 3 schon sieben völlig isolierte, rundliche oder auch etwas unregelmäßige mit je einer Rotzelle versehene Guaninzellenklumpen antreffen. Der einzige Unterschied dieser Bildungen von den echten Erythroiridosomen ist, daß die Rotzelle nicht ganz im Innern der Klumpen, sondern noch mehr oberflächlich zu liegen scheint. Die Rotzellen dieser Klumpen gleichen im übrigen ganz den eigenartigen, von mir an andrer Stelle[1]) näher beschriebenen isolierten Rotzellen von *Mullus*.

Figur 1 der Tafel XXV stellt acht noch weiter ausgebildete Chromato-

---

[1]) a. a. O.

phorenvereinigungen aus der Haut von *Crenilabrus* spec. dar. Drei davon sind als Melaniridosome, die übrigen als Erythroiridosome anzusprechen. Die großen, etwas unregelmäßigen, leicht rosettenartigen Guaninzellenklumpen sind völlig isoliert und von der Umgebung scharf abgesetzt. Die Zellgrenzen der einzelnen Iridocyten lassen sich noch ziemlich deutlich erkennen, wodurch diese Bildungen an die von mir bei *Trachinus vipera* aufgefundenen Melaniridosome erinnern[1]. Aber auch hier scheinen sich die Schwarz- und Rotzellen noch nicht tief in ihre Guaninzellenklumpen eingelagert zu haben, vielmehr noch mehr oberflächlich situiert zu sein.

Die Rotzellen verhalten sich mithin zu den Vereinigungen der Guaninzellen bei *Mullus* und *Crenilabrus* spec. ebenso wie die Schwarzzellen, was wahrscheinlich auch noch an andern Fischen bei weiteren Untersuchungen wird festgestellt werden können.

Tafelerklärung.

Tafel XXV.

Alle Abbildungen wurden nach lebensfrischen, in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglase horizontal ausgebreiteten Hautstücken gezeichnet.

Fig. 1. Aus der Rückenhaut von *Crenilabrus* spec. Die isoliert liegenden verästelten Gelbzellen sind in der Zeichnung fortgelassen worden. Leitz Obj. 7, Ocul. 3.

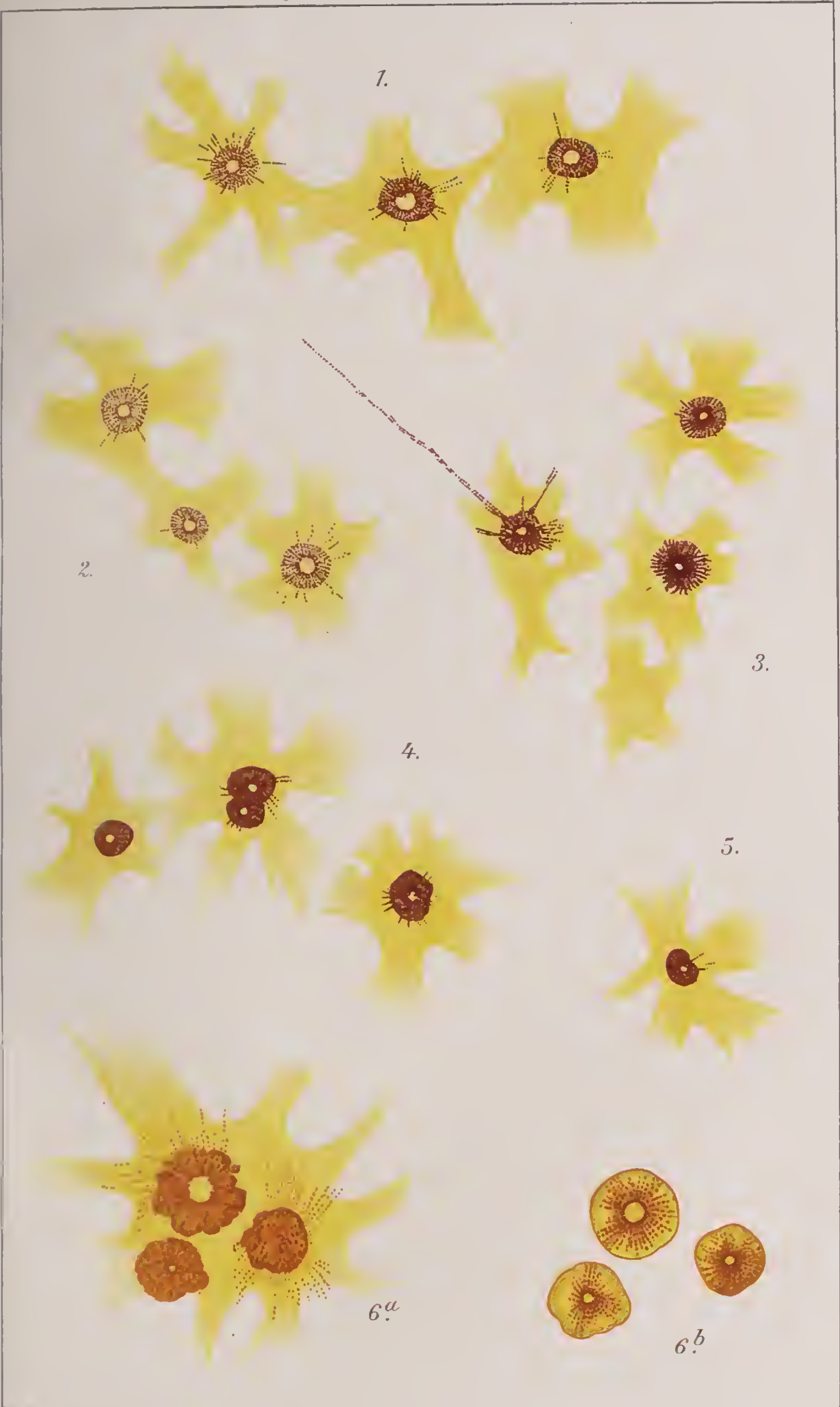
Fig. 2. Aus der Haut einer Schuppentasche von *Mullus barbatus* L. Leitz. Obj. 7, Ocul. 3.

Fig. 3. Aus der Haut von *Mullus surmuletus* L. Leitz. Obj. 7, Ocul. 3.

Fig. 4. Aus der Haut von *Mullus surmuletus* L. Zeiss homogene Immersion Obj. 1,5 mm, Apert. 1,30. Compensations-Ocular 8.

---

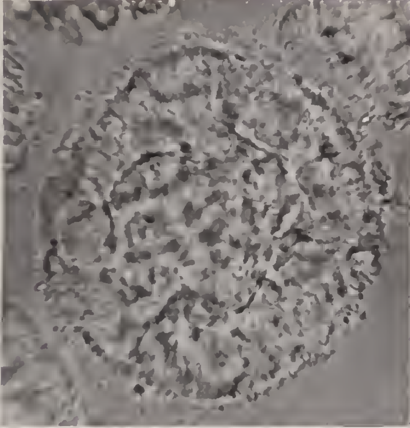
[1]) a. a. O.

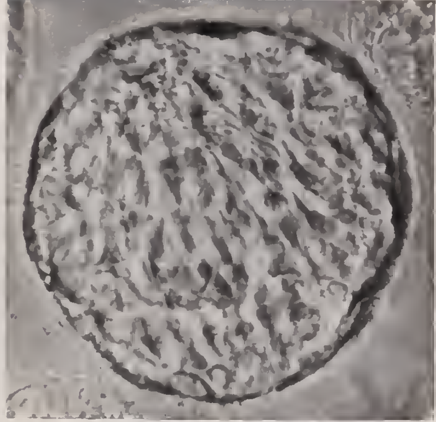


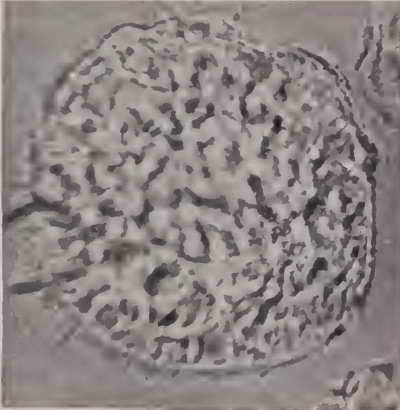
H. Schlick gez. Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v E. A. Funke Leipzig

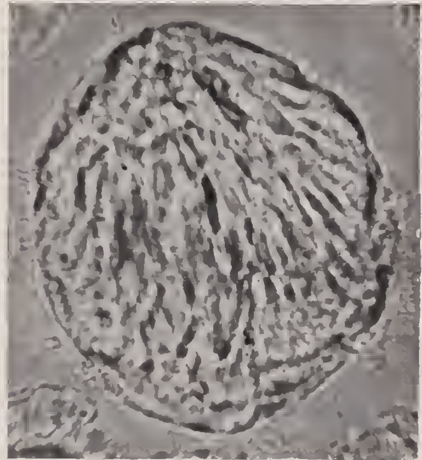


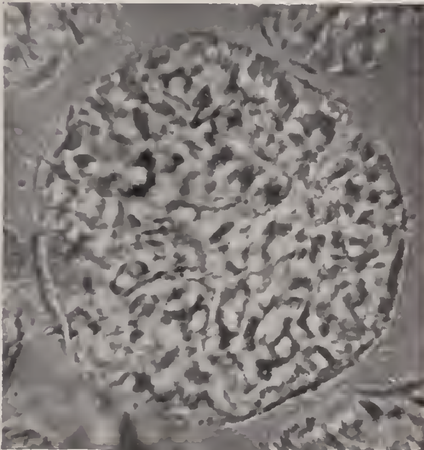
Wilhelm Engelmann

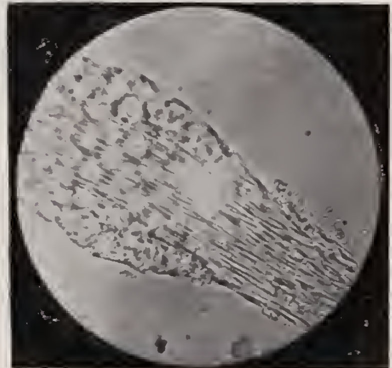

1

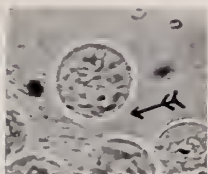

5


3


6


4

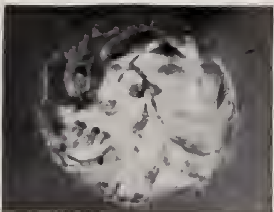

7

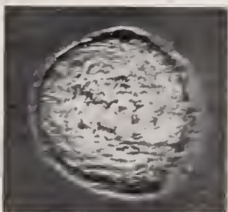

2

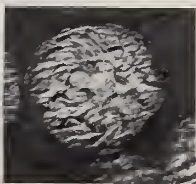

12


8


13

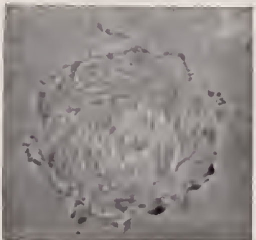

9


14


10


15


11


16

Goldschmidt. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Versuche zur Spermatogenese in vitro.

Von

Richard Goldschmidt.

Hierzu Taf. XXVI—XXVII und 26 Textfiguren.

Die Muße eines unfreiwilligen, längeren Aufenthalts in den Vereinigten Staaten benutzte ich, einen längst gehegten Wunsch zur Ausführung zu bringen, nämlich die Methoden der Gewebekultur auf die Geschlechtszellen von Wirbellosen anzuwenden. Die Versuche wurden im Laboratorium R. G. Harrisons, des Entdeckers jener Methode, ausgeführt und es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm wie den Herren seines Stabes für die mir gewährte Gastfreundschaft und Unterstützung in jeder Richtung herzlichst zu danken. Der folgende kleine Beitrag dürfte geeignet sein, zu zeigen, daß sich hier der experimentellen Erforschung der Geschlechtszellen ein weites Gebiet eröffnet.

1) Material und Methode.

Für die Wahl des Materials waren die folgenden Gesichtspunkte maßgebend. Zunächst der rein äußerliche der Jahreszeit und der leichten Erreichbarkeit größerer Quantitäten. Sodann der einigermaßen günstiger und gut durchgearbeiteter cytologischer Verhältnisse; sodann die Möglichkeit, genügende Mengen Blut steril gewinnen zu können. Diese Erfordernisse schienen mir am besten bei den Schmetterlingen vereinigt zu sein. Das spezielle Objekt *Samia cecropia* L. wurde auf Rat von Prof. Petrunkewitsch nur deshalb gewählt, weil es so ziemlich das einzige ist, das im Winter in größeren Mengen beschafft werden kann. Cytologisch ist diese Form zwar nicht so günstig wie manche andere Lepidopteren. Dagegen steht der Vorzug, daß die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen erst während der langen Überwinterungszeit in der Puppe stattfindet und daß die sehr großen Puppen außerordentliche Mengen von Blutflüssigkeit enthalten.

Die Anfertigung der Kulturen ist nicht weiter von der ursprünglichen Methode Harrisons verschieden, da alle die Komplikationen, die seitdem

diesen Kernen und nur in diesen, sehr stark lichtbrechende Körnchen in besonderer Anordnung, von denen man im gefärbten Präparat, das eine typische Synapsis zeigt, nichts sieht. Die starke Lichtbrechung läßt die Körnchen schon bei schwacher Vergrößerung von den matten Scheibchen unterscheiden, die sich in prä- und postsynaptischen Kernen finden. Ihre Anordnung läßt sich aus Textfig. 1 erkennen; *a* und *b* sind zwei Kerne von der Seite gesehen. Man sieht die Körnchen zum größten Teil an einem Kernpol zusammengedrängt, wo sie oft rosettenförmig um ein Centrum gruppiert sind (*a*). Einige sind auch im Kernraum zerstreut und erscheinen oft in Reihen liegend; *c* zeigt einen schräg vom Pol gesehenen Kern in zwei verschiedenen Einstellungen. Bei hoher Einstellung erscheint die polare Ansammlung und man sieht deutlich die Birnform der Körnchen, deren jedes nach innen in ein feines Fädchen ausläuft. In diesem Kern zählte ich 30 Körnchen. Ich deute das Bild nun so, daß die Körnchen dem synaptischen Knäuel am Kernpol eingelagert sind und einige sich auch den durch den Kernraum ziehenden Fäden anlagern. Die betreffenden Follikel verblieben drei Tage in diesem Zustand. Dann wurden sie in die Wärme gebracht, um den Prozeß zu beschleunigen, aber die ganze Kultur starb ab.

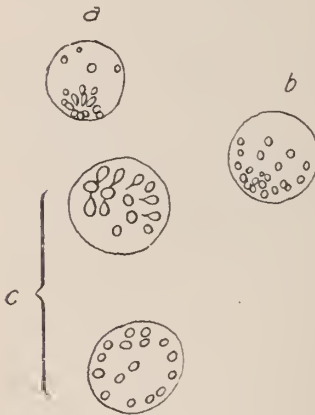


Fig. 1.

In der nun folgenden Wachstumsperiode, in der nicht nur die Zellen, sondern auch die Follikel durch Bildung einer Höhle wachsen, ist nicht viel Besonderes zu bemerken. Im Innern der Kerne ist gar nichts zu sehen, als ein paar Nukleolen. Der interessanteste Punkt ist die Bildung der Achsenfäden, die nach der Entdeckung von Henneguy und Meves bei den Lepidopteren schon in der Spermatocyte I entstehen. Sie soll aber erst später im Zusammenhang geschildert werden. Während der Wachstumsperiode werden auch die Mitochondrien als gelbliche Körnchen im Plasma sichtbar. Im Beginn der Periode ist der Kern relativ groß und in seiner Umgebung finden sich nicht sehr zahlreiche, gelbe, stark lichtbrechende Mitochondrienkörner verschiedener Größe. Mit dem weiteren Wachstum des Plasmas vermehren sie sich beträchtlich. Der dadurch hervorgerufene Unterschied im Zellbild ist schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar, indem die vorher helle, glänzende Zelle jetzt opak, trüb und gelblich erscheint. Während dieser Zeit der jungen Wachstums-

periode haben die Mitochondrien eine große Neigung, sich in konzentrischen Ringen um den Kern anzuordnen. Sie liegen dabei auf hyalinen Fäden, von denen sich aber nicht entscheiden läßt, ob sie plasmatisch sind oder den Mitochondrien selbst angehören. Je größer nun die Zelle wird, um so zahlreicher werden die Körnchen, bis sie schließlich fast das ganze Plasma auffüllen. Sie liegen dabei vorzugsweise an der Basis der Zelle und hüllen den Kern von drei Seiten ein. Die Innenseite der Zelle, die dem Lumen des Follikels zugekehrt ist, ist mehr oder minder mitochondrienfrei. Während dieser ganzen Periode erscheinen die Mitochondrien stets als distinkte gelbliche Körnchen. Wird die Zelle geschädigt oder stirbt sie ab, so ballen sich all die Körnchen zu einem kugeligen Haufen zusammen.

b) Die Reifeteilungen.

Das Bemerkenswerteste, das die Beobachtung der Reifeteilungen am lebenden Objekt bietet, ist die außerordentliche Übereinstimmung mit dem nach gefärbten Objekten Beschriebenen: eine gute Lehre, mit dem Wort Kunstprodukt sparsam umzugehen. Die 1. Reifeteilung beginnt mit einer strahligen Orientierung des Plasmas nach dem dem Lumen der Zelle zugekehrten Centrosom hin. Die Mitochondrien sind dabei den Plasmazügen eingelagert. Dann bildet sich allmählich die zweipolige Spindelfigur aus; die Einzelheiten dieser Phase waren nicht zu verfolgen. Die Spindel erscheint jetzt als ein elliptischer heller Raum im Centrum der Zelle; die Fasern sind in diesem Stadium nur in Andeutungen sichtbar. Im Centrum liegt der Kern, dessen Kontur noch deutlich erhalten ist. Die Chromosomen sind zur Äquatorialplatte angeordnet und erscheinen als stark lichtbrechende Stäbchen mit einer Einschnürung in der Mitte. Die Mitochondrien finden sich gleichmäßig verteilt außerhalb der Spindel, und zwar konzentrisch in Reihen angeordnet, ohne daß die einzelnen Körnchen ihre Individualität verlieren. In einem speziellen Fall war dieses Stadium um 9^h55 erreicht. Dann wurde die Kernmembran unsichtbar und um 10^h15 teilten sich gleichzeitig alle Chromosomen der Quere nach entsprechend der vorher vorhandenen Einkerbung und begannen auseinanderzurücken. Dabei traten alsbald die Verbindungsfasern zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen auf, zuerst als zarte Fäden mit körnchenartigen Anschwellungen. Mit dem Auseinanderrücken der Chromosomen werden diese Fäden immer deutlicher und stärker und die typische Spindelfigur ausgesprochener. Bereits nach 7 Minuten waren die Chromosomen am Pol angelangt und der Höhepunkt des Tochterplattenstadiums um 10^h27, also nach 12 Minuten, erreicht. Die Verbindungsfasern scheinen jetzt dicker zu werden und zeigen oft im

Äquator längliche Anschwellungen. Der Mitochondrienmantel hat sich während dieser ganzen Prozesse nicht verändert. Während nun die Chromosomen undeutlicher werden, wird die Zelle oval, die Spindelfigur immer stärker lichtbrechend und deutlich und die reihenweise Anordnung der Mitochondrien ausgesprochener. Um 10^h37 begann die Zelle sich einzuschnüren und die Mitochondrien gleichzeitig gruppenweise nach den beiden Polen zu wandern. Um 10^h43 war die Zelle lang hantelförmig, die Spindel stark gestreckt und die Mitochondrien diffus um die Spindelpole angeordnet, bis auf wenige um den Äquator der Spindel herum. 10^h47 endlich hatte die Einschnürung die Spindel erreicht, deren lange Fasern jetzt nicht mehr an den Polen konvergieren. Die Tochterplatten werden wieder deutlich sichtbar. Die Mitochondrien liegen an jedem Pol als kompakter Haufen. Die durchschneidende Furche drängt nun die Fasern im Äquator zu einem dichten Bündel zusammen. wobei sie zusammenkleben und zerknittern; um 10^h58, also nach einer Stunde, war die Teilung vollendet und die Mitochondrien flossen langsam in der Richtung der Spindelfaserreste wieder über die ganze Zelle. Nach einiger Zeit wird der kleinere Ruhekern wieder sichtbar.

Die 2. Reifeteilung schließt sich nicht direkt an die erste an. Gewöhnlich verlief sie in der folgenden Nacht, einmal nach 24 Stunden. Sie ist, wie dies auch nach gefärbten Präparaten schon beschrieben wurde, von der ersten ziemlich verschieden. Der Hauptunterschied schien mir in dem Verhalten der Mitochondrien zu liegen, das besonders in den Ana- und Telophasen sehr markiert ist. Sie fließen hier zu stark lichtbrechenden Strängen zusammen, die nach den Tochterkernen hin verdickt sind und zunächst wie mächtige Spindelfasern erscheinen. Das Bild wird mit fortschreitender Telophase immer ausgesprochener und zeigt eine außerordentliche Ähnlichkeit mit den Abbildungen, die Meves (1900) von den gleichen Stadien bei *Pygaera* gab (Fig. 63*a*, 64, Taf. 27). Wenn dann die Zellteilung vollzogen ist. ziehen sich diese Stränge zu einem kompakten, stark lichtbrechenden Mitochondrienkörper von zunächst unregelmäßiger Gestalt zusammen, der dem Kern eng anliegt. Es sind aber auch noch freie Mitochondrien in ziemlicher Zahl in der Zelle vorhanden, die sich ebenso wie bei der ersten Reifeteilung verhielten. Über die Chromosomen während der 2. Reifeteilung vermochte ich nichts Sicheres festzustellen.

c) Centrosom und Achsenfaden bis zur Spermiohistogenese.

Es ist bekanntlich eine der merkwürdigsten Erscheinungen der Spermiogenese der Lepidopteren, daß die Achsenfäden bereits vor den Reifeteilungen gebildet und dann mit den Centrosomen auf die Tochterzellen

verteilt werden, wie Henneguy und Meves ausführlich beschrieben. In der Gewebekultur läßt sich vieles von diesen Vorgängen genauer als im gefärbten Präparat verfolgen. Zu der Zeit des ersten Erscheinens der Achsenfäden in den jungen Spermatocyten beginnt die dem Follikelinnern zugekehrte Zelloberfläche sich mit zahlreichen zottenartigen Pseudopodien zu bedecken. Textfig. 2*a* zeigt ihr erstes Auftreten, *b* ein weiteres

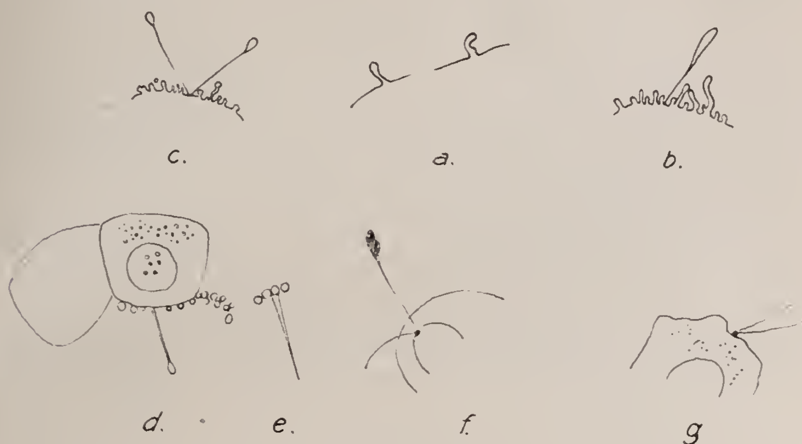


Fig. 2 *a—g*.

Stadium. Zwischen diesen stark lichtbrechenden, meist etwas gebogenen Zotten wächst dann eine völlig starr aus. Sie erscheint zunächst wie ein richtiges Pseudopodium, meist mit einer Anschwellung am Ende (2*d*). Wenn es dann eine Länge etwa gleich dem Durchmesser der Zelle erreicht hat, zeigt es die Form eines Pseudopodiums mit breiter Basis und zugespitztem Ende, wie Textfig. 2*e* zeigt, 15 Minuten nach *d* skizziert. Neben diesem wächst dann ein zweites ebensolches in einem Winkel von etwa 60° heraus. Nach einigen Stunden verlieren nun diese Pseudopodien ganz plötzlich und unvermittelt ihren Charakter. Sie erscheinen mit einem Schlag als ein dünner Faden mit keulenförmiger Anschwellung am Ende (Textfig. 2*b*) und in kurzem als die typischen, völlig starren und geraden Achsenfäden mit einem Plasmakügelchen am Ende (Textfig. 2*c*). Diesen Zustand behalten sie dann längere Zeit bei. Nach Meves' Untersuchungen wissen wir, daß diese Achsenfäden aus dem Centrosom ausgewachsen sind. Ich deute den im Leben beobachteten Vorgang also so, daß vom Centrosom aus der Achsenfaden vorwächst und dabei ein Pseudopod mit sich vortreibt. Letzteres fließt dann plötzlich wieder ab oder erleidet eine Phasenänderung (s. später im experimentellen Teil). Erst jetzt vermochte ich

am lebenden Objekt das Centrosom deutlich zu sehen. Es liegt dicht unter der Zelloberfläche, oft, aber nicht immer, nahe dem Kern als ein stark lichtbrechendes Körnchen, in dem die Achsenfäden enden. (Textfig. 2 *f*, *g* aus dem gleichen Follikel nachmittags 4^h skizziert, der um 11^h Textfig. 2 *d* gezeigt hatte.) Die weitere Entwicklung besteht nun im wesentlichen in der Verlängerung der Achsenfäden, die im Verhältnis zu der Erweiterung des Follikellumens immer weiter zu beträchtlicher Länge auswachsen. Sie bleiben dabei völlig starr und erscheinen im Leben wie Glasfäden, die kreuz und quer durch den Follikelraum ziehen und meist noch mit einem Tröpfchen endigen. Fig. 1 Taf. XXVI gibt ein Photogramm eines solchen Follikels gegen das Ende der Wachtsumsperiode wieder und erläutert ziemlich gut diesen Zustand.

Vor den Reifeteilungen tritt nun nach Meves die Teilung des Centrosoms in zwei und der Achsenfäden in vier ein. Am ganzen Follikel war dies leider nicht zu verfolgen, da in dem Gewirr von Achsenfäden der einzelne schwer einer bestimmten Zelle zuzuteilen ist. Aber das Resultat läßt sich sehr gut an isolierten Zellen demonstrieren. (Im experimentellen Teil werden wir die Methode der Isolierung erfahren.) Textfig. 3 *a* zeigt

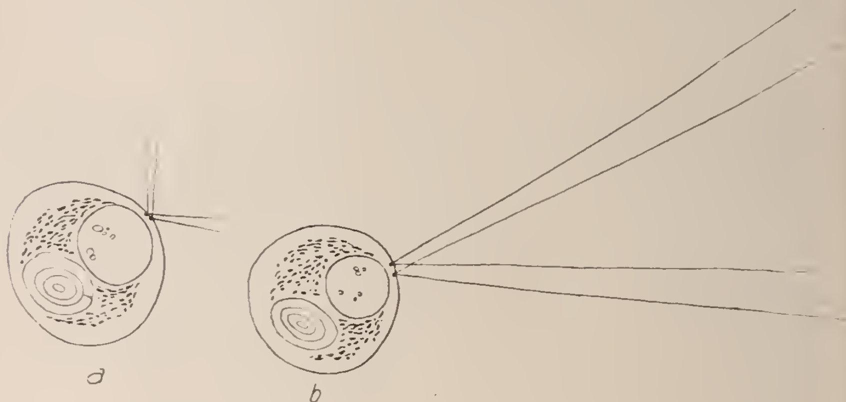


Fig. 3.

eine solche gepreßte Zelle, in der die Centrosomen und Achsenfäden wundervoll hervortreten. Die Centrosomen selbst sind sehr stark lichtbrechend und erweisen sich als kurze Stäbchen, hier von den Enden gesehen. In der Zelle *a* sind die Achsenfäden ganz kurz, in *b* sehr lang. Ich vermag aber nicht anzugeben, auf welchem Stadium die Verdoppelung stattfindet. In Fig. 2 Taf. XXVII ist versucht, eine solche isolierte Zelle zu photographieren. Man sieht ganz gut das Centrosom und einen in der Bildebene liegenden Achsenfaden.

Aus dieser Periode sei nur noch erwähnt, daß häufig, aber nicht immer, die Kügelchen am Ende der Achsenfäden zu einer Masse zusammenschmelzen, in die dann alle Fäden einstrahlen. Es kommt ein Bild zustande, wie es Textfig. 4 andeutet. Eine Abnormität erscheint vielleicht noch erwähnenswert. Es kommt manchmal vor, daß eine Spermatocyte in die Follikelhöhle gerät. Wie sie sich hier verhält, zeigt Textfig. 5. Sie

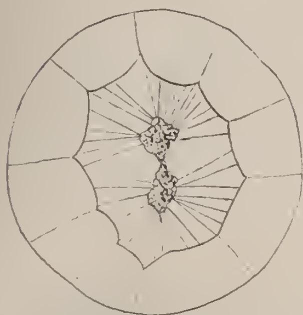


Fig. 4.



Fig. 5.

plattet sich ab und sendet wie eine Amöbe Fortsätze dem Netz von Achsenfäden entlang, deren Anordnung sie ihre Form anzupassen gezwungen ist; eine Art von Naturexperiment über das Koltzoffsche Prinzip der Anwendung der Plateauschen Tropfen auf die Protoplasmamechanik.

Nach den beiden Reifeteilungen besitzt jede Spermatide, wie bekannt, nur einen Achsenfaden. Während der Reifeteilungen waren die Centrosomen durch die Mitochondrien verdeckt.

d) Spermiohistogenese.

Die Spermiohistogonese beginnt, wenn der Mitochondrienkörper als ovaler Körper exzentrisch neben dem Kern liegt. In der Zelle gehen zunächst keine anderen Veränderungen vor sich als die Streckung dieses Körpers zu einem auf beiden Seiten zugespitzten spindelförmigen Gebilde, das eine sehr deutliche Längsstreifung zeigt (s. Textfig. 7). Zu gleicher Zeit vollziehen sich aber am Follikel selbst die Veränderungen, die die Ausbildung des typischen Spermienbündels ermöglichen und die meines Wissens bisher noch nicht beachtet wurden. Der Follikel war so weit kugelig, ausgekleidet von einer Lage Spermatiden, deren Achsenfäden alle nach dem Centrum der Follikelhöhle zu konvergieren. Nun beginnt plötzlich der Follikel länglich oval zu werden und gleichzeitig rücken seine

Zellen nach dem einen Pol des Ovals, so daß sie sich hier dicht zusammendrängen und dadurch aus ihrer kubischen in eine hoch cylindrische Gestalt übergehen. So wird also die eine Wand des Ovals viel dicker als die andere, ja oft rücken an der verdünnten Seite die Zellen so weit auseinander, daß die Follikelhöhle direkt bis an die Follikelmembran grenzt. Gleichzeitig beginnen die Achsenfaden der Spermatiden sich bündelweise parallel anzuordnen und strahlen alle nach einem exzentrischen Punkt der Follikelhöhle, wo sie sich zu einem Knäuel verflechten. Man gewinnt, bildlich gesprochen, den Eindruck, als ob die Fäden alle hier gepackt worden wären und durch einen Zug in jener Richtung parallel geordnet würden. Der Verflechtungspunkt liegt natürlich nahe jener Stelle der Follikelwand, von der die Zellen wegrückten. Die Photogramme 3—5 lassen drei Stadien dieses Vorgangs einigermaßen erkennen, von dem Textfig. 6 eine schematisierte Skizze gibt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Kraft,

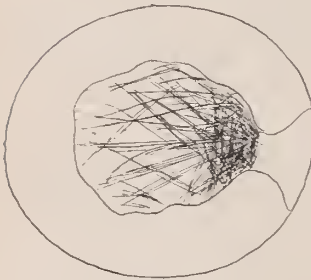


Fig. 6.

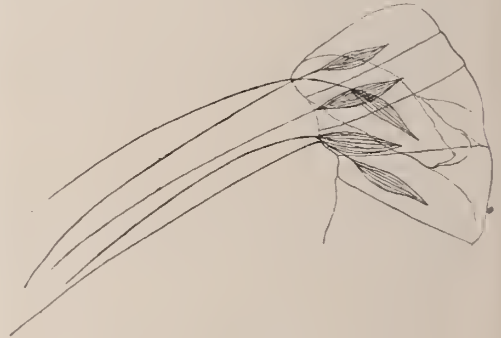


Fig. 7.

sei es ein Zug, sei es eine Strömung, die diese Anordnung der Achsenfäden bedingt, innerhalb der Follikelhöhle liegt, da der parallele Verlauf der Fäden ganz unabhängig ist von dem Winkel, in dem die Fäden die Innenwand des Follikels erreichen. Textfig. 7 illustriert dies; sie zeigt die Mitochondrienkörper von 5 Spermatiden mit den aus ihnen hervortretenden Achsenfäden, die alle parallel werden, sobald sie die Follikelhöhle erreicht haben. Die Achsenfäden sind auch in diesem Stadium durchaus starr, verlaufen aber oft mit einer leichten Biegung. Nun ist der Zustand erreicht, in dem das Protoplasma der Spermatide zum Spermatozoon auswächst.

Dies Auswachsen, das sich oft sehr schön verfolgen läßt, geht genau wie eine Pseudopodienbildung vor sich, nur daß das Pseudopod dem Achsenfaden entlang fließt, wie eine Flüssigkeit entlang einem Glasstab.

Das Verfließen erfolgt ganz langsam. Das Ende des Pseudopodiums wird dabei manchmal von benachbarten Fäden veranlaßt, auf sie überzufließen,

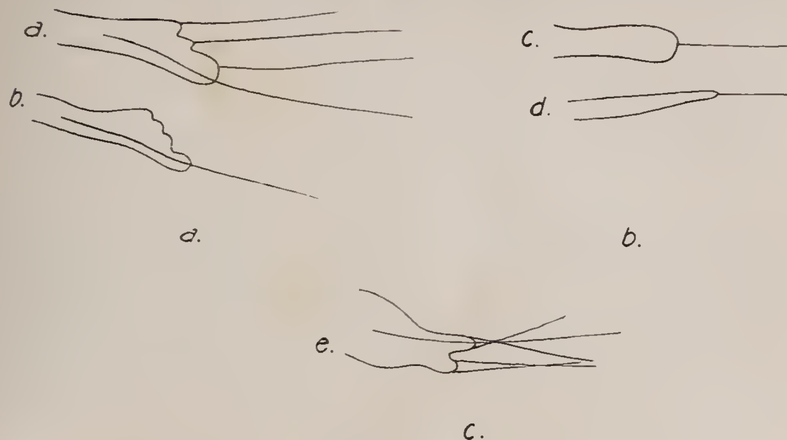


Fig. 8 *a*—*e*.

zieht sich aber dann bald wieder auf seinen richtigen Faden zurück. Textfig. 8*e* zeigt ein solches anfangs lappiges Pseudopod, das eine seitliche Vorwölbung auf einen benachbarten Faden schickt; *a* zeigt ein Pseudopod, das angefangen hatte, auf 3 Nachbarfäden überzugehen, nach kurzer Zeit sie aber wieder verließ und auf seinem eigenen Faden weiterwuchs (*b*, *c*, *d*). Ist das Vorwachsen dann ein Stück weiter gediehen, dann vollzieht es sich ganz regelmäßig den Achsenfaden entlang, wie die Skizze Textfig. 9 zeigt. Die weitere Entwicklung ist nun sehr einfach. Der Follikel streckt sich immer mehr in die Länge, wodurch auch die Spermatiden, die mehr seitlich lagen, in das parallel auswachsende Bündel eingezogen werden (Photo 6, Taf. XXVI). Die Achsenfäden, die dabei dauernd in die Länge wachsen, bleiben an ihrem Ende stets zu dem Knäuel verfilzt, was sichtlich für die Mechanik der Bündelbildung unerläßlich ist. So schreitet der Prozeß immer weiter, bis die Spermie in der wohlbekannten Weise ausgebildet ist.



Fig. 9.

Als Abnormität sei erwähnt, daß es oft vorkommt, daß die Zellen an einem Pol des Follikels oder auch in einer äquatorialen Zone nicht in die Spermienbildung eingehen und in

Spermatidenform unverändert liegen bleiben. Wie ein solches Spermienbündel dann aussieht, zeigt Photogramm 7, Taf. XXVI. Der Vergleich mit den Photos 3—6, Taf. XXVI gibt auch ein anschauliches Bild von dem Maß des Auswachsens der Follikel, da letztere Bilder mit Hom. Imm. $^{1}/_{12}$, ersteres mit Leitz. Obj. 7 aufgenommen wurde.

3) Einige Versuche zur Analyse der Faktoren der Spermiogenese.

Die Beobachtung der normalen Spermiogenese sowie einige Veränderungen, die zufällig auftreten und deren Ursache dann experimentell festgestellt wurde, führten dazu, den Versuch zu machen, einige Faktoren der Spermiogenese zu analysieren. Wenn der Erfolg auch noch weit von einer vollständigen Lösung des Problems entfernt ist, so bedeutet er doch einen, wie ich glaube, vielversprechenden Anfang in der Richtung einer experimentellen Analyse der cytologischen Vorgänge bei der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen.

Die Hilfshypothese, von der die Versuche ausgingen, war die, daß die Follikelmembran in erster Linie die osmotischen Verhältnisse innerhalb des Follikels reguliert und daß es ihre systematischen Veränderungen sind, die die Zellen mit physikalischer Notwendigkeit zwingt, in bestimmter Weise zu reagieren. Die Annahme drängt sich schon allein aus der Tatsache auf, daß alle Vorgänge in allen Zellen eines Follikels stets völlig synchron verlaufen.

a) Die Bildung der Achsenfäden.

Auf die Faktoren, die mit der Bildung der Achsenfäden zu tun haben, werfen Versuche einiges Licht, die bestimmt waren, den Einfluß veränderter Konzentration des Mediums festzustellen. Auf Grund gewisser Überlegungen verfuhr ich dabei zunächst so, daß ich die Hämolymphe der Kultur zu gleichen Teilen mit Ringerscher Lösung mischte, der durch Eindampfen oder Verdünnen eine verschiedene Konzentration gegeben war. Die Kontrollzuchten wurden in reiner Hämolymphe und reiner Ringerlösung geführt. Die letztere war es nun, die die merkwürdigen Resultate brachte, die hier geschildert werden sollen. Es wurden zwei Typen von Ringerlösung benutzt: Die Clarksche (NaCl 0,65; KCl 0,014; $CaCl_2$ 0,012; $NaHCO_3$ 0,01; Na_2HPO_4 0,001%) und die Vernonsche (NaCl 0,75; $NaHCO_3$ 0,01; $CaCl_2$ 0,024; KCl 0,021%); die letztere ergab die zu schildernden Resultate.

Die Präparate wurden stets am Nachmittag angefertigt und zeigten zunächst keine weitere Veränderung. Am folgenden Morgen waren aber immer alle Follikel geplatzt und die Zellen lagen in morulaartigen Haufen

oder isoliert neben der zusammengefallenen Follikelmembran. Bei einer Temperatur von 26° traten dann die zu schildernden Erscheinungen bereits am folgenden Tag ein, im Zimmer am 2. Tag. Die Zellen blieben in der Wärme nur 2 Tage, im Zimmer 5 Tage am Leben. Die Erscheinungen, nämlich das Auftreten von Zotten, Pseudopodien und Geißeln, traten an all den tausenden Zellen der verschiedenen Präparate auf. Sie erscheinen als eine zwangsläufige Reaktion des Protoplasma unabhängig von der Art der Zelle, also an Spermatogonien sowohl wie an Spermatocyten jeden Alters. Die erste Veränderung, die an den Zellen auftrat, war die Bildung von Zotten an der freien Zelloberfläche; und der Vorgang war in nichts von den normalen Ereignissen zu unterscheiden, die der Bildung der Achsenfäden vorausgehen. Textfig. 10*a* zeigt dies an der Oberfläche einer Spermatocyte und man vergleiche sie mit Textfig. 2. Sehr

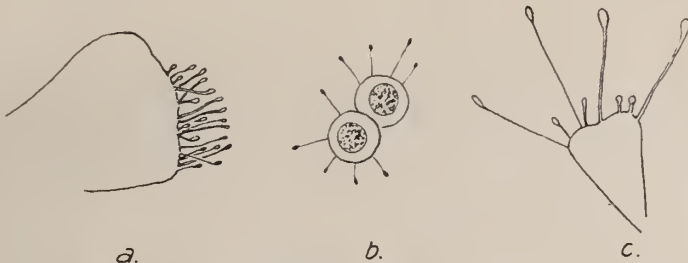


Fig. 10 *a*—*c*.

häufig wachsen dann einige oder alle Zotten zu Fäden aus, die am Ende ein Knöpfchen tragen und ebenso wie junge Achsenfäden aussehen. Solche Zellen ähneln dann sehr kleinen Azinaten, wie Textfig. 10*b* an zwei Spermatogonien und *c* von einer jungen Spermatocyte zeigt. Nach einiger Zeit können all diese Fortsätze wieder eingezogen werden. Sehr häufig beobachtet man nun, daß sich nur kleine Zöttchen bilden und zwischen diesen ein längerer starrer Faden, mit einem Knöpfchen endend; es kam stets nur ein Faden an einer Zelle zur Beobachtung. Die Fäden aber oszillieren hin und her, ohne daß man entscheiden könnte, ob es ein aktives Schlagen oder eine passive Bewegung infolge von Strömungen in der Flüssigkeit ist. Ich neige aber zu letzterer Annahme, da die gleich zu beschreibenden schlagenden Geißeln ein ganz anderes Aussehen haben. Diese erstere Art oszillierender Fäden habe ich nur an Spermatogonien oder ganz jungen Spermatocyten beobachtet. Textfig. 11*a*—*c* gibt Skizzen davon wieder. Ich glaube, daß hier wirkliche, aktiv unbewegliche Achsenfäden aus dem Centrosom herausgebildet wurden. Es stimmt

damit überein, daß man die Gebilde an älteren Zellen nicht findet, bei denen die Achsenfäden ja schon bei Eintritt des Versuchs vorhanden waren. (Bei dem Platzen der Follikel brechen diese übrigens meist ab und sind nur selten noch zu beobachten.) Es scheint somit, daß durch chemischen bzw. osmotischen Reiz Zellen vor der normalen Zeit der Achsen-

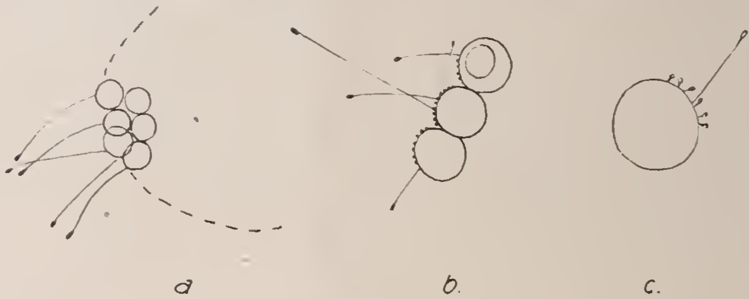


Fig. 11 *a—c*.

fadenbildung zu einer solchen angeregt werden können; woraus sich vielleicht schließen läßt, daß auch der normale Vorgang durch eine entsprechende Veränderung in der Beschaffenheit der Follikelhöhlenflüssigkeit bedingt wird. Das frühzeitige Auftreten der Achsenfäden in den Spermatocyten der Lepidopteren wäre also gewissermaßen nur eine Zufallserscheinung, die aber mit der Notwendigkeit einer Reaktion eintreten muß, weil die betreffenden physikalischen Veränderungen innerhalb des Follikels, die sie bedingen, hier schon in jungen Follikeln eintreten.

Viel auffallender als die Achsenfadenbildung ist nun in diesen Versuchen eine Erscheinung, die zwar kein Licht auf die normale Spermatogenese wirft, aber vom Standpunkt der Protoplasmamechanik besonderes Interesse verdient. Es ist das die Bildung von Pseudopodien und Geißeln an Zellen jeden Alters und jeder Art, die längere Zeit in Ringerlösung verweilen. Bei dieser Erscheinung spielt auch die Temperatur eine beträchtliche Rolle, wie ich zufällig fand, als ich in einem kühlen Zimmer ein Präparat studierte und plötzlich eine sehr warme Luftheizung in Gang gesetzt wurde: Innerhalb weniger Minuten geißelten dann vor meinen Augen alle Zellen des Präparates. Später konnte ich dann durch Erwärmung die Erscheinung beliebig hervorrufen.

Die Vorgänge sind im einzelnen sehr mannigfaltig; das Ende ist aber stets die Bildung einer oder vieler schlagender Geißeln an der Oberfläche der Samenzellen. Ihre Bildung dauert nur wenige Sekunden und geht folgendermaßen vor sich: Aus der Zelle wachsen ein oder mehrere Pseudopodien vor, die in kurzem eine beträchtliche Länge erreichen. Plötz-

lich mit einem Schlag verwandelt sich das Pseudopod, auf dem Tröpfchen perlschnurartig aufgereiht sind. Diese Tröpfchen verändern sich fortgesetzt und erscheinen schließlich als ganz feine Pünktchen entlang dem Faden. Auch diese verschwinden und ein richtiger Geißelfaden ist vorhanden. All das verläuft in ein paar Sekunden. Textfig. 12 gibt eine Skizze einer Spermatocyte wieder, die in 3 Minuten 6 Flagellen bildete. Daneben sind drei Stadien skizziert, die das große Pseudopod bis zur Geißelbildung durchlief.



Fig. 12.

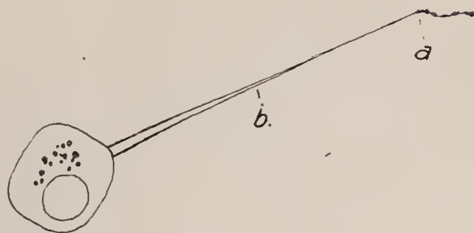


Fig. 13 *a* und *b*.

Im einzelnen zeigt der Vorgang auch manche Varianten. So ist in Textfig. 13 eine Spermatocyte I wiedergegeben, die ein sehr langes, zugespitztes Pseudopodium gebildet hatte. Dessen Ende verwandelte sich plötzlich bis zum Punkt *a* in ein feinkörniges Fädchen, das wie eine Geißel schlug. (Man erinnert sich dabei jener Flagellatengeißeln, die nur am Ende schlagen!) Nach 5 Minuten war das Pseudopod bis zum Punkt *b* in die Geißel verwandelt, dann bald völlig. Es hat keinen Sinn, alle beobachteten Varianten zu beschreiben und so sei nur Folgendes noch bemerkt: Die Geißelung kann in Zellen jeden Alters auftreten. Irgend eine Gesetzmäßigkeit in der Geißelzahl ist nicht festzustellen. Sehr häufig ist nur eine vorhanden, die höchste an einer Spermatocyte beobachtete Zahl war 11. Sie schlagen wie typische Flagellatengeißeln mit einem langsamen, welligen Schlag. Sie können auf die gleiche Weise, wie sie entstehen, auch wieder eingezogen werden, indem sie plötzlich tropfig erscheinen, dann wie Pseudopodien und wie ein solches in die Zelle zurückfließen. Dies tritt bei Abkühlung des Präparats ein. Sodann sind die Geißeln völlig unabhängig von den Achsenfäden, die starr und unbeweglich sind und oft an den gleichen Zellen festgestellt werden.

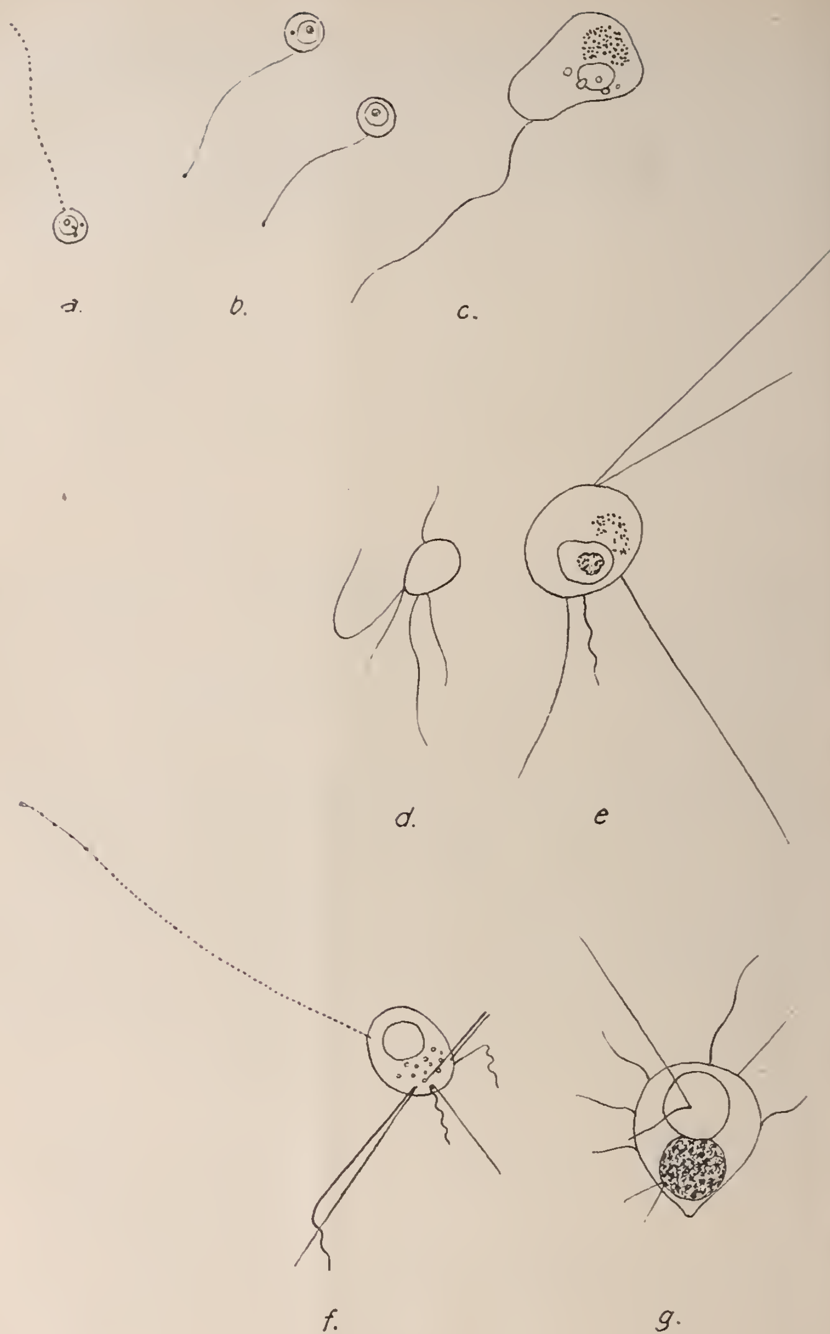


Fig. 14 $a-g$.

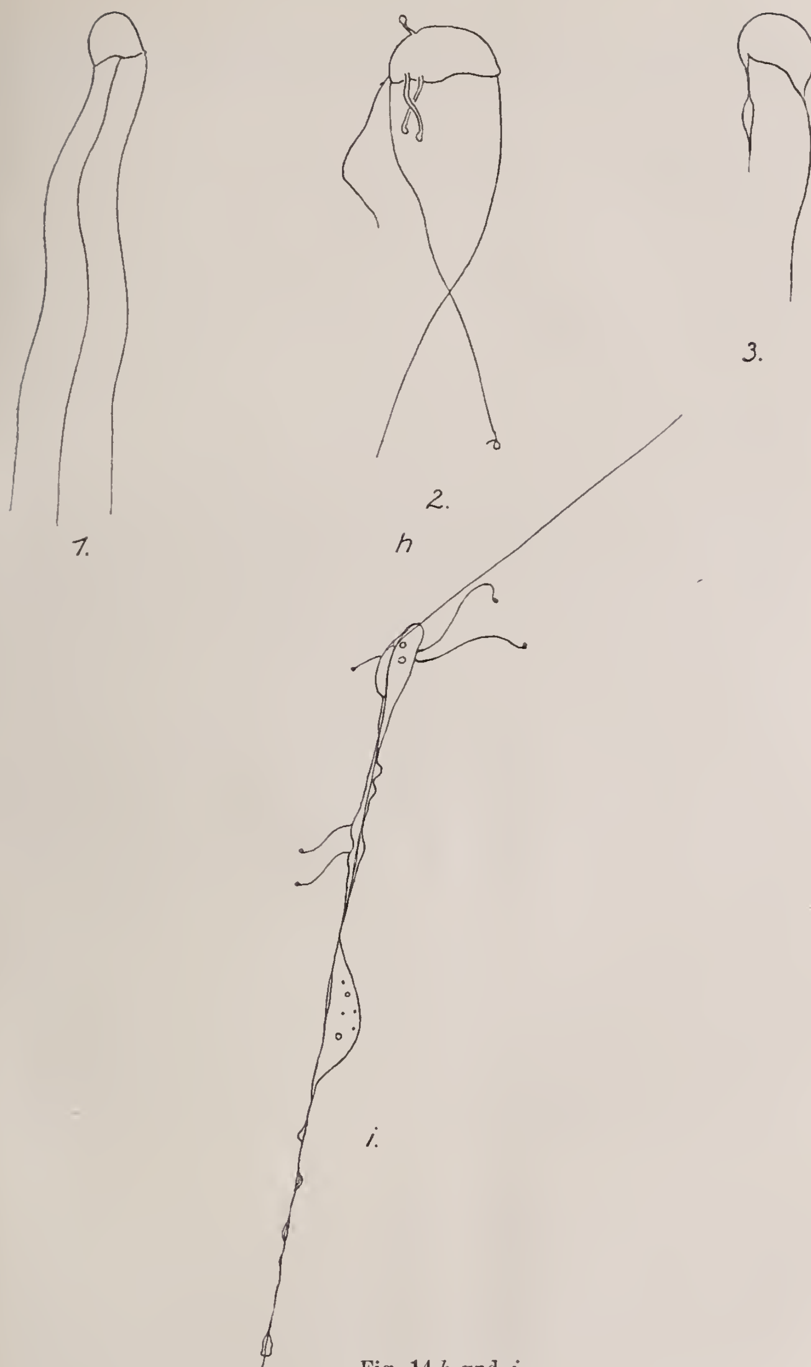


Fig. 14 *h* und *i*.

In Textfig. 14 sind nun einige Skizzen zusammengestellt, die diese Punkte erläutern. a ist eine ganz junge Spermatogonie mit langer, noch körniger Geißel; b zwei ältere Spermatogonien und c eine ältere Spermatocyte I mit je einer schlagenden Geißel; d eine junge Spermatocyte mit 5 schlagenden Geißeln; e eine Spermatocyte mit zwei Achsenfäden (oben) und drei Geißeln, von denen nur 2 schlugen; f eine Spermatocyte mit 4 Achsenfäden und 4 Geißeln, deren längste sich gerade körnig rückzubilden beginnt; g eine Spermatocyte mit 2 Achsenfäden und 8 schlagenden Geißeln; h eine Spermatocyte, die zuerst drei lange Geißeln besaß (1), dann 3 weitere zu bilden begann (2) und später bei Abkühlung alle wieder einzog; und besonders bemerkenswert Fig. i, die die Geißelbildung an einem Stück eines reifen Spermatozoon zeigt. In Ringerlösung platzen auch die Hüllen der Spermienbildung und die plasmatische Hülle der Achsenfäden zieht sich ihnen entlang zu allerlei Tropfen und Knötchen zusammen. Das abgebildete Spermatozoensegment bildete in einem 2 Tage alten Präparat bei Erwärmung 5 schlagende Geißeln. Es sei schließlich noch bemerkt, daß man kein Recht hat, hier von Absterbeerscheinungen zu reden (was ja auch nur ein Wort wäre), da die gleichen Zellen den Geißelungsprozeß mehrmals ausführten, und bis zu 5 Tagen am Leben blieben.

Wir haben hier die Pseudopodienbildung als ein Stadium der Geißelbildung kennen gelernt. Man findet aber auch sehr häufig in den gleichen Präparaten Pseudopodienbildung, die nicht zu Geißeln führt. Sie tritt in gleicher Weise auf in reiner Ringerlösung wie in den geplatzten Follikeln der Hämolymphe-Ringer-Mischungen. Die Zellen nehmen dann, wie

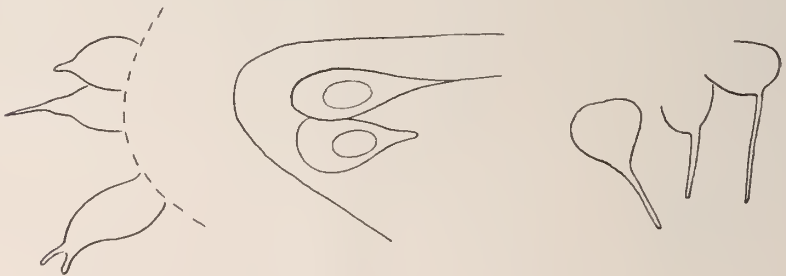


Fig. 15.

Textfig. 15 zeigt, Birnform an und bilden ein oder zwei spitze Pseudopodien, die oft tagelang unverändert bleiben. In einem einzigen Follikel eines Hämolymphe-Ringer-Präparates bildeten die Spermatocyten

eigenartige Pseudopodien und begannen auseinander zu kriechen, wie Textfig. 16 zeigt. Leider wurde dieses Präparat bald hinterher zerstört.



Fig. 16.

Die vorstehenden Beobachtungen über künstliche Geißelbildung sind keineswegs die ersten ihrer Art. Merk, Kite und Oliver[1]) beschrieben sie in sehr ähnlicher Weise von Leukocyten und Erythrocyten verschiedener Wirbeltiere, Chambers[1]) kürzlich an Orthopterensamenzellen. In all diesen Fällen wurde Ringerlösung oder physiologische Kochsalzlösung angewandt. Es scheint also, daß das Protoplasma vieler Gewebszellen die Fähigkeit hat, auf bestimmte (elektrolytische?) Veränderung der Umgebung mit Geißelbildung zu reagieren. Es wäre natürlich gänzlich verfehlt, diese Erscheinungen mit dem Wort abnorm abtun zu wollen. Es liegt vielmehr eine unter normalen Bedingungen nicht eintretende aber durch die veränderte Umgebung hervorgerufene Reaktion vor. Sie scheint uns von prinzipieller Bedeutung für die Protoplasmamechanik zu sein. Es ist wohl jetzt allgemein anerkannt, daß eine jede Cilie oder Geißel aus einer festen Achse und einer kontraktilen Plasmahülle besteht[2]). Hier an den experimentell hervorgerufenen vergänglichen Geißeln sehen wir nun die Entstehung direkt vor uns: Zuerst ein flüssiges Pseudopod; dann eine plötzliche Phasenänderung, die einen Teil des Plasmas in einen festen Gelfaden überführt, während der Rest ihm zunächst in Tropfenform adhäriert; dann Verteilung der Tropfen zu der unsichtbaren kontraktilen

1) Merk, L., Über die Trichopoden und Granula aestuantia der menschlichen Leukocyten. Arch. mikr. An. 80, 1912. — Kite, G. L., Some structural transformations of the blood cells of Vertebrates. Journ. Infect. Dis. 15, 1914. — Oliver, W. W., The crenation and flagellation of human erythrocytes. Science 40, 1914. — Chambers, R., Some physical properties of the cell nucleus. Ebenda.

2) S. dazu meine Erörterung der Frage in: R. Goldschmidt, Lebensgeschichte der Mastigamoeben usw. Arch. Protistenk. Suppl. I, 1906.

Hülle; schließlich der gleiche Prozeß reciprok bei der Einziehung der Geißel. Es liegt kein Grund vor zu bezweifeln, daß genau der gleiche Prozeß bei jeder vergänglichen Geißelbildung stattfindet, wie sie in der Lebensgeschichte der Protozoen eine so große Rolle spielt. Und es ist wohl kein Zufall, daß dort so oft die Geißelung bei chemischer Änderung der Umgebung stattfindet: z. B. die Geißelung der Malariamikrogametocyten im Mückendarm oder in vitro, Geißelbildung von Bakterien im Blut, von ausgeschlüpften Schwärmsporen usw. Auf der anderen Seite warnen die gleichen Beobachtungen zur Vorsicht, aus dem Auftreten von Geißeln bei Protozoenversuchen Folgerungen phylogenetischer Art zu ziehen.

Es dürften nun aber auch die nichtvergänglichen Geißeln im Tierreich den gleichen Bau besitzen. Der prinzipielle Unterschied ist nur, daß sie einen dauernden, aus einem Centrosom oder vergleichbarer Bildung (Basalkorn, Blepharoblast) hervorgewachsenen Achsenfaden besitzen, wie wohl für alle Dauergeißeln feststeht. Und zu diesem Typus gehören auch die normalen Spermatozoen. Wir haben aber gesehen, daß auch dieses Auswachsen des Achsenfadens durch Veränderung der äußeren Bedingungen hervorgerufen werden kann. Und das erinnert auch wieder an analoge Erfahrungen an Protozoen, etwa die Bildung der Blepharoblastgeißel bei Übertragung der Leishmannien vom Gewebe in Blut. Und das zeigt eben, daß die ganzen Vorgänge physikalische Reaktionen des Protoplasmas auf Veränderungen in den Außenbedingungen sind; und sie sind wohl nur insofern spezifisch, als die Beschaffenheit des Mediums, die wir normal nennen, bis zu einem gewissen Grad spezifisch sein wird.

b) Versuche zum Verständnis des Auswachsens einer kugeligen Samenzelle in das fadenförmige Spermatozoon.

Wenn die Anschauung richtig sein soll, daß die Ursache der spermatogenetischen Prozesse in geordneten und spezifischen osmotischen Veränderungen innerhalb des Follikels zu suchen ist, dann sollte es möglich sein, ähnliche Vorgänge auf jedem Stadium der Samenzellbildung durch geeignete osmotische Versuche hervorzurufen. Bis zu einem gewissen Grad waren solche Experimente tatsächlich erfolgreich. Nachdem eine zufällige Beobachtung den Weg gewiesen, wurden die Versuche einfach so ausgeführt, daß ein hypertonisches Medium durch systematisches Eindicken der Hämolymphe, ein hypotonisches durch Verdünnung mit destilliertem Wasser hergestellt wurde. Der Effekt des hypertonischen Mediums ist nun ein außerordentlich überraschender. Er besteht darin, daß die Zellen sämtlicher Follikel, unabhängig von ihrem Alter, also von den Spermatogonien an, anfangen in die Länge zu wachsen. Sie wachsen

aber nicht in die Follikelhöhlung hinein, sondern nach außen. Die Polarität ist also die umgekehrte wie bei der Spermatozoenbildung. Es ergibt sich dabei die Gesetzmäßigkeit, daß das Maß des Auswachsens einmal dem Grad des Eindickens des Plasmas und sodann dem Alter der Zellen proportional ist. Das bedeutet, daß bei schwachem Eindicken in allen Follikeln die Zellen nur birn- bis gurkenförmig werden; bei starkem Eindicken bringen es Spermatogonien und junge Spermatocyten nicht viel weiter, ältere Spermatocyten aber und solche während der Reifeteilungen,

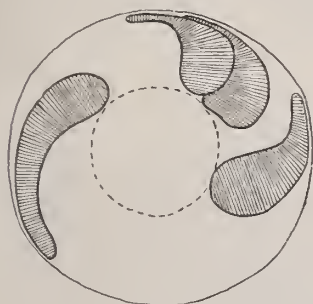


Fig. 17.

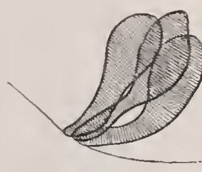


Fig. 18.

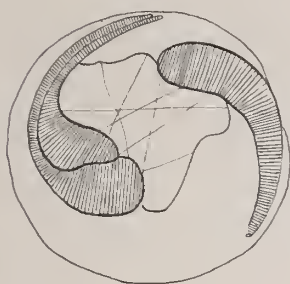


Fig. 19.

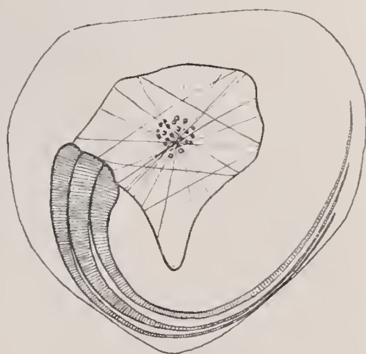


Fig. 20.

sowie junge Spermatiden wachsen zu langen Fäden aus, die man direkt als Pseudospermien bezeichnen könnte. Der Prozeß sei an den folgenden Textfig. 17—23 und den Photogrammen lebender Follikel 8—15 erläutert. Photo 8, Tafel XXVII zeigt die erste Veränderung in jungen Follikeln; die Zellen werden birnförmig, indem sie einen Fortsatz nach der Follikelwand zu bilden. Erfolgt nun ein weiteres Wachstum, so muß es entlang der Innenfläche der Follikelmembran erfolgen; die Fortsätze biegen daher um

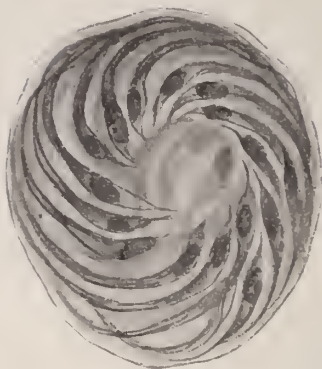


Fig. 21.

Fig. 22.

und wachsen ihr entlang. In den meisten Fällen schlagen sie alle die gleiche Richtung ein und so entsteht ein charakteristisches Wirbelbild. Die Skizze Textfig. 17 zeigt die Gestalt von 4 solchen Zellen im optischen Schnitt eines Follikels, und die Photogramme 9 und 10, Taf. XXVII geben den Habitus des ganzen Follikels wieder. Manchmal scheint an einem oder mehreren Punkten das Follikelmembran ein locus minoris resistentiae zu sein. Dann wachsen ganze Gruppen von Zellen einer solchen Stelle zu und ein Bild entsteht, wie es Textfig. 18 und Photo 11, Taf. XXVII wiedergibt. Bei weiterem Auswachsen erscheint dann ein solcher Follikel sehr unregelmäßig (Photo 12, Taf. XXVII).



Fig. 23.

Je älter nun die Follikel sind, um so stärker wachsen die Zellen. Textfig. 19 gibt den Typus für Spermatocyten mit Achsenfäden wieder; man sieht wie die Achsenfäden, unberührt von dem ganzen Vorgang, durch die Follikelhöhle ziehen. Und das Photogramm 13, Taf. XXVII gibt den Eindruck wieder, den ein solches Follikel bei mittlerer Vergrößerung macht. Follikel endlich zur Zeit der Reifeteilungen und jüngere bei sehr starker Eindickung, lassen ihre Zellen zu langen spermatozoenartigen Fäden auswachsen, deren Länge in dem Gewirr kaum festzustellen ist. Die Skizze Textfig. 20 deutet dieses Verhalten an, während Photo 14, Taf. XXVII eines solchen Follikels nicht allzuviel erkennen läßt. Deutlicher läßt sich das Ergebnis an gefärbten Präparaten zeigen. Textfig. 21 gibt einen solchen Follikel, zwischen Textfig. 19 und 20 stehend wieder. Am deutlichsten zeigen sich aber die »Pseudospermien«, wenn ein Follikel vom Stadium der

Textfig. 20 zerrissen wird und der Inhalt heraustritt. Ein solches Präparat ist in Textfig. 22 wiedergegeben.

Dies atypische Auswachsen der Samenzellen ist nun nicht etwa auf eine Art von Reizwirkung oder dergleichen zurückzuführen, es ist vielmehr eine direkte physikalische Reaktion. Das geht aus folgendem hervor. Läßt man die Hämolymphe der Kultur verschieden lange eindicken, etwa 1—12 Minuten, so findet man sofort das dem betreffenden Grad entsprechende Stadium vor. Das Auswachsen ist also momentan eingetreten. Das zeigt sich auch auf andere Weise. War ein Follikel, als das Experiment einsetzte, gerade in Reifeteilung begriffen, so werden die Chromosomen durch die gewaltsame Streckung der Zelle durch ihren ganzen Raum zerstreut. Hat man aber ein Präparat, in dem durch eine zufällige minimale Undichtigkeit ein ganz langsames Eindicken stattfindet, so kann man das Auswachsen Schritt für Schritt im Verlaufe von Tagen und Wochen verfolgen. Besonders bemerkenswert erscheint es, daß die Reaktion auch reversibel ist und zwar muß es die Follikelmembran sein, die dafür verantwortlich ist. So wuchsen in einer Versuchsserie mit systematischem Eindicken von 2—12 Minuten alle Follikel von 4 Minuten an aus. In der Nacht aber, die zwischen 36 und 48 Stunden nach Anfertigung der Kultur lag, kehrten in den Präparaten bis zu 10 Minuten Eindickung alle Zellen wieder zu ihrer normalen Gestalt zurück und nichts ließ die betreffenden Follikel von normalen unterscheiden. In den 12 Minuten-Präparaten waren die meisten Follikel ebenfalls normal, und am folgenden Tag sämtliche bis auf die alten Follikel, in denen die Pseudospermienbildung eingetreten war. Sie erwiesen sich als irreversibel. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß hier die Follikelmembran aktiv den normalen Turgor des Follikels durch Wasseraufnahme wieder hergestellt hatte. Wir werden bei Besprechung der Follikelfunktion nochmals auf diesen Punkt zurückkommen.

Es sei schließlich noch bemerkt, daß diese Art des Auswachsens der Zellen nur innerhalb des Follikels stattfand. Aus geplatzten Follikeln isolierte Zellen wuchsen nicht aus. Sie veränderten sich entweder überhaupt nicht, oder bildeten nur vergängliche Pseudopodien, die sich nicht von den in Ringerlösung gebildeten unterscheiden. Gestreckte Zellen, die isoliert werden, bleiben tagelang unverändert und zeigen gewöhnlich die Form eines Stentor, wie das Photogramm 15, Taf. XXVII der lebenden Zelle (sie sind wegen ihrer der Hämolymphe sehr ähnlichen Lichtbrechung schwer zu photographieren) und Textfig. 23 nach einem gefärbten Präparat zeigt.

Dagegen wurde einmal in einem Ringer-Präparat an isolierten Zellen jeden Alters eine andere Art von Auswachsen beobachtet, die man viel-

leicht als einen extremen Fall der typischen Pseudopodienbildung betrachten kann. Es ist auch deshalb bemerkenswert, weil hier die Achsenfäden intakt waren und ihre völlige Passivität leicht beobachtet werden konnte. Die zuerst kugeligen Spermatocyten wuchsen bei Erwärmung im 24 Stunden alten Präparat aus der Birnform, die sie inzwischen angenommen hatten, zu wurmförmigen Fäden aus, von deren Enden die starren Achsenfäden unverändert vorragten. Ein solcher geplatzter Follikel, mit seinen Zellen in Sternform um die zusammengefallene Membran angeordnet, sieht dann sehr merkwürdig aus. Eine Einzelzelle in diesem Zustand ist in Textfig. 24*a* skizziert. Am folgenden Tag war sie wieder zur Birnform zurückgekehrt (*b*) (mit allen anderen Zellen des Follikels). Bei Wiederholung des Wärmeversuchs brachte sie es zu der in *c* wiedergegebenen Gestalt und bildete dabei auch drei schlagende Geißeln. Bei Abkühlung kehrte sie wieder zur Birnform zurück.

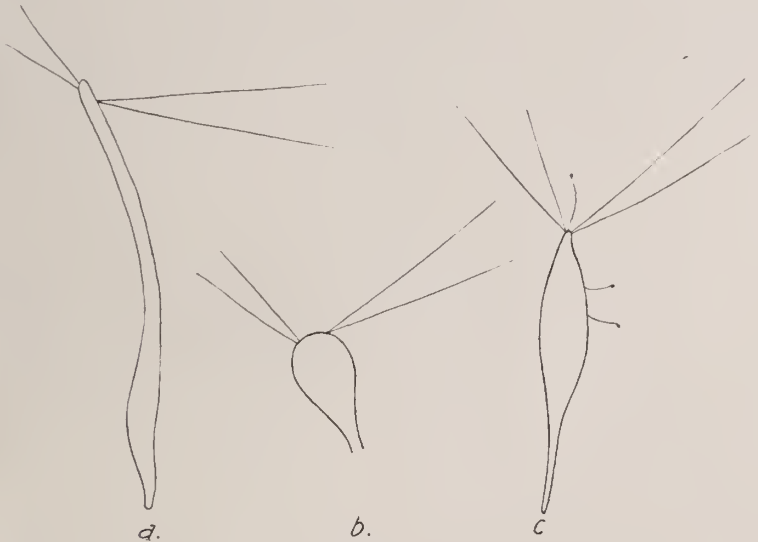


Fig. 24 *a*—*c*.

Diese Versuche beweisen also, daß das Auswachsen einer kugeligen Samenzelle irgend eines Alters zu einer fadenförmigen Zelle beliebig hervorgerufen werden kann, und lassen damit den weiteren Schluß zu, daß auch der normale Vorgang der Spermiogenese, soweit die Bildung eines fadenförmigen Spermatozoons in Betracht kommt, durch eine analoge Regulation der physikalischen Bedingungen bewirkt wird. In diesen Versuchen war nun das Auswachsen stets mit umgekehrter Polarität vor

sich gegangen. Man kann daraus den Schluß ziehen, daß beim normalen Auswachsen der Spermatide entlang dem Achsenfaden der hypertonische Zustand innerhalb der Follikelhöhle eintritt. Es war daher zu versuchen, auch dies experimentell herbeizuführen. Zu dem Behufe mußte der Hämolymphe eine sehr leicht permeable Substanz zugesetzt werden, die schneller permeiert als die Plasmolyse erfolgt. Ein einwandfreier Erfolg wurde leider mit keinem der in verschiedenen Kombinationen benutzten Stoffe erzielt. Den nach der Plasmolyseliteratur am meisten erfolgversprechenden Körper, Trimethylharnstoff, konnte ich leider nicht beschaffen. Nur eine Andeutung eines möglichen Erfolgs erhielt ich mit Methylalkohol. In Präparaten, die so hergestellt waren, daß ein Tropfen Hämolymphe mit Hunderten von Follikeln vermischt wurde, mit einem Tropfen einer Mischung von gleichen Teilen Hämolymphe und 1% Methylalkohol, wurden einmal viele Follikel leicht oval und die Zellen begannen sich nach einem Pol zu drängen, also die gleiche Erscheinung, die die Spermienbildung einleitet. In einigen wenigen Follikeln begannen ältere Spermatocyten Pseudopodien entlang den Achsenfäden ins Follikellumen zu schicken, wie es Textfig. 25 zeigt. Da aber gelegentlich derartiges auch in normalen Kulturen vorkommt (Textfig. 26), kann nicht

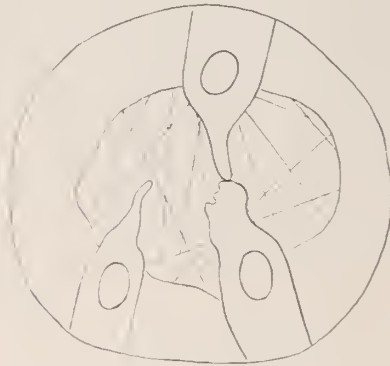


Fig. 25.

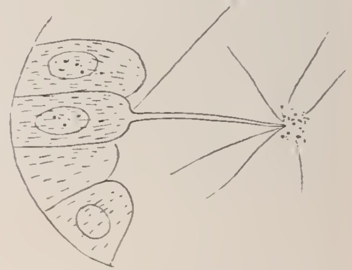


Fig. 26.

zu viel Wert darauf gelegt werden. Endlich trat in einem einzigen Follikel ein spermienartiges Auswachsen nach innen ein, wie es erhofft war. Photogramm 16, Taf. XXVII gibt ihn wieder und man erkennt klar die spiralige Anordnung der Fäden, deren kernhaltiges Ende hier außen an der Follikelwand liegt. Da dies aber unter Tausenden von Follikeln auf den einen beschränkt blieb, so möchte ich doch nicht wagen, ihn als einen Erfolg des Experiments anzusprechen.

c) Zur Funktion der Follikelmembran.

Es wurde bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß die osmotischen Regulationen innerhalb des Follikels, die wohl die spermiogenetischen Veränderungen der Samenzellen bedingen, wahrscheinlich auf die Tätigkeit der zelligen Follikelmembran zurückzuführen sind. Alles was in den Gewebekulturen dieser Membran beobachtet wird, spricht für die Richtigkeit dieser Anschauung. Da ist erstens der Synchronismus aller Vorgänge innerhalb der Zellen eines Follikels. Er erwies sich in den Kulturen als ein vollständiger. Nur in den mit verschiedenen Chemikalien behandelten Follikeln war er gestört. So kam es vor, daß in solchen ein Teil der Zellen vor den anderen abstarb, oder daß ein Teil die Reifeteilungen ausführte und andere nicht über die Prophase der ersten Teilung hinauskamen. Sodann die Turgorregulation. Wir hörten, daß im hypertonischen Medium nach einiger Zeit die Follikel wieder zur normalen Beschaffenheit zurückkehren. Diese Fähigkeit ist bereits von den Pflanzenzellen wohlbekannt[1], wo auch der Chemismus des Vorgangs studiert ist. Darüber vermag ich aber nichts anzugeben. Beim Schwinden des Follikellumens im hypertonischen Medium, fallen Krystalle darin aus; sie bleiben aber meist ungelöst, wenn das Lumen wieder anschwillt. Bei den Pflanzenzellen treten aber gerade in hypotonischem Medium Krystalle von oxalsaurem Kalk im Zellsaft auf. Die Erscheinung muß also in unserm Fall nichts mit der Regulation zu tun haben, sondern nur mit der primären Wasserentziehung. Ebenso wie bei den Pflanzenzellen findet sich aber auch bei den Follikeln eine Anpassung an ein hypotonisches Medium. Werden die Follikel in verdünnte Hämolymphe gebracht, so schwellen sie außerordentlich auf und auch die Samenzellen werden größer und durchsichtiger. Auch dies ist nach einiger Zeit wieder zum Normalen reguliert und dabei erscheint die zusammenfallende Follikelmembran zunächst gefaltet.

Von großer Wichtigkeit ist in diesem Zusammenhang natürlich das Verhalten von isolierten Samenzellen. Sie machen in den gleichen Experimenten tatsächlich keine rückläufigen Veränderungen durch. Die Regulation wird also nicht von den Samenzellen selbst besorgt. Ferner dürfen isolierte Zellen, wenn die vorgebrachten Anschauungen richtig sind, sich im normalen Medium nicht zu Spermien entwickeln. Sie taten es auch nie; aber es ist dabei nicht zu vergessen, daß das negative Resultat wenig beweist, während ein am gleichen Objekt gewonnenes positives Resultat eine vollgültige Widerlegung wäre.

---

[1]) Hoeber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Aufl., S. 75.

Endlich kann es keinem Zweifel unterliegen, daß den Follikelzellen besondere vitale Fähigkeiten zukommen. So lange die Spermazellen normal sind, zeigen die Follikelmembranen wenig Besonderheiten. Sobald aber die Zellen im Innern des Follikels absterben, beginnen die langlebigen Follikelzellen eine außerordentliche Aktivität, vermehren sich und wachsen zu einem eigenartigen Gewebe aus. Da diese Verhältnisse von großem Interesse in ganz anderer Richtung sind, werden sie in einer besonderen kleinen Abhandlung beschrieben und illustriert werden[1]).

4) Zusammenfassung und Notizen über die apyrenen Spermien.

Die Hauptresultate der vorliegenden Arbeit sind die folgenden:

1. Mit den Methoden der Gewebekultur ist es möglich, die gesamte Spermatogenese in vitro zu verfolgen.
2. Die Beobachtungen am lebenden Objekt stimmen in außerordentlichem Maße mit den am gefärbten Präparat gemachten überein. Das trifft besonders zu für das Verhalten der Mitochondrien, die Reifeteilungen, die Achsenfadenbildung und Spermiogenese.
3. Neue Beobachtungen ließen sich erheben über die erste Bildung des Achsenfadens und die Vorgänge, die zur Bildung eines Spermienbündels führen.
4. Die Methode eröffnet die Möglichkeit, experimentell die Faktoren der Spermiogenese zu studieren, in welcher Richtung die ersten Schritte ausgeführt wurden.
   a) Es erwies sich als möglich, die Erscheinungen der Achsenfadenbildung zu reproduzieren. In diesem Zusammenhang konnten merkwürdige Erscheinungen in bezug auf Geißelbildung bei allen Arten von Samenzellen festgestellt werden.
   b) Es erwies sich als möglich, Samenzellen jeden Alters zu einem spermatozoonartigen Auswachsen mit umgekehrter Polarität zu zwingen (Pseudospermienbildung).
   c) In der Richtung eines Auswachsens mit normaler Polarität wurden nur bescheidene Anfänge erreicht.
   d) Alle Versuche lehren die außerordentliche Bedeutung des Follikelepithels für die normale Spermiogenese. Es ergibt sich die Möglichkeit, daß die Follikelmembran durch systematische Regulation der osmotischen Verhältnisse im Follikel die physikalischen Bedingungen schafft, die die spermiogenetischen Prozesse als notwendige Reaktion der Zelle auslösen.

---

[1]) Biologisches Zentralblatt. Bd. XXXVI. Nr. 4. 1916.

e) Im Anschluß daran wurde das (anderwärts näher zu beschreibende) Gewebewachstum der Follikelzellen nach dem Absterben der Geschlechtszellen beschrieben.

Einige allgemeinere Fragen wurden schon im Laufe der Beschreibung berührt. Hier seien zum Schluß noch ein paar weitere Punkte angedeutet. Die Vorstellung, die wir in bezug auf die Entwicklung einer Ursamenzelle zu einem Spermatozoon gewonnen haben, ist, daß es sich um eine zwangläufige physikalische Reaktion handelt, an der zwei Komponenten beteiligt sind: einmal die Follikelmembran, die die spezifischen osmotischen Verhältnisse schafft, die an jedem Punkt der Spermiogenese die Zelle zu bestimmten Veränderungen zwingen; sodann die spezifische Beschaffenheit des Zellplasmas der Samenzellen. Die allgemeinen Prozesse entspringen also Fähigkeiten, die wohl jedes lebende Plasma unter geeigneten Bedingungen hat (es sei an Verworns alte Versuche an Amöbenpseudopodien erinnert!); die speziellen sind durch die spezifische Zusammensetzung der betreffenden Zelle bedingt. Von dem ersteren Punkt aus betrachtet erscheint es also nicht verwunderlich, daß in großen Zügen die Vorgänge der Genese fädenförmiger Spermien von der Gregarine bis zum Menschen identisch sind, von dem letzteren aus aber begreifen wir die spezifischen Verschiedenheiten. Es läßt sich wohl auch kaum leugnen, daß im ganzen Tierreich die postulierten physikalischen Voraussetzungen gegeben sind. In der Mehrzahl der Fälle verläuft die Spermiogenese in abgeschlossenen Follikeln oder Spermiocysten. Wo das nicht der Fall ist, treten die sich entwickelnden Samenzellen mit besonderen Hilfszellen (den Fußzellen, Basalzellen, Nährzellen, Sertolischen Zellen, Cytophoren) gruppenweise in Verbindung. Und es liegt nahe, anzunehmen, daß deren Ausscheidungen, die über die Oberfläche der angehefteten Zellen fließen, dort dieselbe osmotische Regulation besorgen, die in anderen Fällen die Follikelmembran ausübt. Die so rätselhafte Funktion dieser Zellen fände damit eine einfache Erklärung, die dazu den Vorzug hat, nunmehr einer experimentellen Prüfung zugänglich zu sein.

Ein weiteres Problem, das von hier aus vielleicht seine Lösung finden könnte, ist das der oligo- und apyrenen Spermien, über deren Funktion wir bisher noch nichts wissen. Die meisten Autoren nehmen aber an, daß sie irgend eine Funktion haben müssen. Diese abnormen Spermien entstehen nun in speziellen Follikeln und zeigen von Anfang an eine atypische Entwicklung. Wenn unsere obigen Gesichtspunkte richtig sind, so könnte eine kleine physikalische oder chemische Besonderheit des Follikels zu-

fälliger Natur genügen, um zwangsläufig eine solche abnorme Entwicklung herbeizuführen, die entsprechend der Spezifität des Samenzellplasmas auch spezifisch wäre. Zugunsten dieser Annahme spricht die bekannte Tatsache, daß eine der hauptsächlichen Erscheinungen dieser atypischen Spermiogenese, die Karyomeritenbildung der Chromosomen, von Conklin an Eizellen durch osmotische Änderungen hervorgerufen werden konnte. Von diesem Gesichtspunkt aus hätten die atypischen Spermien gar keine Funktion, sondern wären ein richtiger lusus naturae. Der letzte Bearbeiter dieser Frage, Reinke[1]), findet denn in der Tat, daß diese Spermien bei *Strombus* überhaupt nicht ins Receptaculum seminis gelangen, sondern vorher zerfallen. Es eröffnet sich somit auch hier eine neue Möglichkeit, die Frage experimentell in Angriff zu nehmen. Ein paar Beobachtungen, die ich in dieser Richtung machte, sprechen tatsächlich für die Wahrscheinlichkeit einer solchen Annahme. In den Kulturen, die ich im November und Dezember ansetzte (etwa 200) fand ich niemals einen apyrenen Follikel und die Spermienbildung ergab nicht ein einziges apyrenes Bündel. Nahezu jedes Präparat führte die Spermiogenese durch. Im Januar und Februar, also mehr gegen Ende der Puppenruhe, verlief aber alles anders und ich zweifle nicht, daß entweder im Hoden oder in der Hämolymphe sich etwas geändert hatte. Unter den frisch dem Hoden entnommenen Follikeln fanden sich schon zahlreiche degenerierende. In den Kulturen trat regelmäßig früher oder später eine Degeneration ein, nachdem den Zellen die Reifeteilung mißlungen war. Es bildeten sich die ersten Spindelstadien, im Kern eine Äquatorialplatte, und dann wurde alles wieder rückgängig gemacht, wobei die Zellen konvulsivisch ihre Gestalt veränderten. Die gleiche Zelle wiederholte dies mehrere Mal und starb schließlich ab. In diesen Kulturen entwickelten sich nur ganz wenige Follikel, vielleicht einer unter Tausenden, zu Spermienbündeln, viele davon apyren. Im Februar wurden dann Puppen im Thermostat gehalten und nach einer Woche waren die Hoden voller Spermienbündel, darunter überwiegend apyrene. Diese gelegentlichen Beobachtungen scheinen mir für die Richtigkeit der obigen Annahme zu sprechen.

Osborne Zoological Laboratory Yale University, New Haven, Conn. März 1915.

[1]) Reinke, E. E., The development of the apyrene spermatozoa of *Strombus bituberculatus*. Publ. No. 183 Carnegie Inst. Washington 1914.

Über die Samenkörper des Lachses.

Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Spermien der Salmoniden[1].

Von

E. Ballowitz

in Münster i. W.

Mit 66 Textfiguren.

Die Samenkörper des Lachses haben durch die chemischen Untersuchungen über die Nucleine, welche Miescher[2]) an der Spermaflüssigkeit reifer Lachsmilchner 1878 in Basel ausführte, eine gewisse Berühmtheit erlangt.

Miescher hat dabei die Spermien des Lachses und einiger anderer Wirbeltiere auch mikroskopisch studiert und darüber in seiner zitierten Abhandlung einige Beobachtungen mitgeteilt, welche bisher nicht bestätigt sind und einzig dastehen.

Nach seiner Schilderung besitzt der Spermienkopf des Lachses ungefähr die Gestalt einer querhalbierten Bohne, deren Schnittfläche an den Kanten etwas abgerundet und in der Mitte schwach nabelartig eingezogen ist, so daß das Gebilde, von der breiten Seite gesehen, eine geringe Andeutung von Herzform zeigt. Sein größter Längsdurchmesser beträgt 3,3 μ, seine größte Breite 2,5 μ, seine Dicke etwa 1,3 μ.

Bei etwas hoher Einstellung des Kopfes sah Miescher mitten auf seiner breiten Fläche einen Schatten, von welchem aus sich ein dunkler Streif gegen das kleine Mittelstück (Verbindungsstück) hinzieht. Bei tieferer Einstellung kehrt sich das Verhältnis von hell und dunkel um, und es erscheint, besonders nach Färbung, ein heller zentraler Innenraum, der von einer dicken Hülle umgeben wird. Da der optische Querschnitt der Köpfe, wenn sie in aufrechter Stellung dem Beobachter zugewandt

---

[1]) Vgl. E. Ballowitz, Über die Samenkörper der Forellen. Archiv für Zellforschung, XIV. Bd., 2. Heft, 1915.

[2]) F. Miescher, Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere. Ein Beitrag zur Histochemie. Verhandlungen der naturf. Gesellschaft in Basel, Bd. 6, 1878.

sind, immer oval, niemals eingeschnürt erscheint, so schließt Miescher daraus, daß hier keine Längsfurche an der Oberfläche des Kopfes vorhanden sein kann, vielmehr der zentrale helle Fleck auf einer Eigentümlichkeit des inneren Baues beruhen muß.

Der beschriebene Innenraum ist nach unserem Autor nun nicht homogen, läßt vielmehr bald mehr, bald weniger deutlich, noch weitere Einzelheiten erkennen, welche besonders nach mehrstündiger Behandlung mit Goldchlorid hervortreten. Es soll sich nämlich in dem hellen Innenraum noch ein anderes, eigentümliches, gleichfalls farbloses Gebilde abheben, das ist ein mäßig stark lichtbrechendes, wie der optische Querschnitt zeigt, etwas abgeplattetes, gerades Stäbchen, das etwas zugespitzt an der Basis des Innenraumes, genau gegenüber der Insertion des Schwanzes, beginnt, in der Richtung der Längsachse des Kopfes drei Vierteile der Länge des Innenraumes durchsetzt und schließlich stumpf endigt. An der Stelle, wo dieses »Stäbchen« entspringt, sah er eine die Hülle durchsetzende, sehr zarte Linie, die er für den Ausdruck eines mit schwächer lichtbrechender Substanz ausgefüllten, sehr feinen Kanals hält, durch welchen irgend eine Art von Zusammenhang zwischen dem Mittelstück (Verbindungsstück) und dem Zentralstäbchen hergestellt wird. Der Kanal, den Miescher »Mikroporus« nennt, wird auch ohne Goldchlorid sichtbar und ist an den frischen Samenzellen durch die oben erwähnte Schattenlinie angedeutet. Miescher betont, daß nicht alle Objekte diese Feinheiten gleich deutlich zeigen. Bei Einwirkung von Kochsalzlösung sieht man im Beginne der Einwirkung nicht selten die Hülle von einem feinen Faden durchsetzt, der sich vom Mittelstück (Verbindungsstück) ins Innere begibt.

Die Textfiguren 1—5 sind getreue Kopien der Fig. I und II der Mieschersehen Abbildungen von Lachsspermien. Textfiguren 1 und 4



Fig. 1—5.

sind Flächenansichten des Kopfes, Fig. 4 wurde bei mittlerer Einstellung nach Hartnackschen Linsen gezeichnet. Fig. 3 ist eine Kantenansicht, Fig. 2 und 5 stellen optische Querschnitte durch den Kopf dar. Das helle

Innere und das »Stäbchen« sind in diesen MIESCHERschen Figuren sehr scharf abgegrenzt.

Mit diesen Beobachtungen MIESCHERS habe ich mich schon beschäftigt, als ich im Jahre 1890 meine Untersuchungen über die Struktur der Spermien einer Anzahl von Knochenfischen veröffentlichte[1]).

Das »Stäbchen« MIESCHERS deutete ich als die direkte Fortsetzung des Achsenfadens, der, wie ich bei manchen Teleostiern nachwies, vom Verbindungsstück aus eine Strecke weit in oder an den Kopf geht, um hier mit einem Endknöpfchen zu inserieren. Den »Innenraum« bzw. auch den »Mikroporus« MIESCHERS brachte ich in Zusammenhang mit einer hellen kreisförmigen Öffnung, die ich an den Köpfen mancher Knochenfische an der Insertionsstelle der Geißel auffand. Ich erinnerte dabei aber auch an den Befund, welchen ich an den Spermienköpfen des Herings feststellte, bei denen ein heller zentraler Innenraum von einer dunkleren peripherischen Schicht hufeisenförmig umgeben wird[2]).

Da es mir damals nicht glückte, in den Besitz eines frisch gefangenen reifen Lachsmilchners zu gelangen, konnte ich mit Sicherheit keine Entscheidung treffen.

Auch die neuerlichen Untersuchungen von G. RETZIUS[3]) haben in dieser Frage keine Klärung gebracht, sie vielmehr noch verwickelter gestaltet.

Zunächst betont RETZIUS, daß er den größeren hellen Innenraum MIESCHERS nicht sehen konnte. Dagegen bestätigt er die schon von HIS[4]) erkannte hilusartige Grube am hinteren Kopfende, von welcher sich noch etwas weiter nach vorne hin eine helle Einsenkung erstreckt.

Sodann bildet RETZIUS die Köpfe fast alle von kugeliger Gestalt ab, sagt aber, daß sie nach Behandlung mit ZENKERscher Flüssigkeit herzförmig erschienen. Da diese letztere Form mit der von HIS und MIESCHER beschriebenen übereinstimmt, bezweifelt er nicht, daß diese die natürliche und die Kugelform »durch Anschwellung« entstanden ist.

[1]) E. BALLOWITZ, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 36, 1890, S. 247 und folgende.

[2]) Vgl. auch E. BALLOWITZ, Zur Kenntnis der Spermien des Herings. Archiv für Zellforschung, XIV. Bd., 2. Heft, 1915.

[3]) G. RETZIUS, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. XII, 1905, S. 111 und 112.

[4]) W. HIS, Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung der Knochenfische 1873.

Die Textfiguren 6—10 geben 5 Abbildungen der Retziusschen Tafel XX wieder und stellen Spermienköpfe bzw. die vorderen Spermienenden



Fig. 6—10.

vom Lachs dar: der hintere Teil der Geißel, welcher hier nicht interessiert, ist fortgelassen. Der Kopf hat die Form einer Kugel. An seinem hinteren Umfange findet sich eine größere rundliche Ansammlung als Verbindungsstück. Wie Retzius nun darstellt, gehen von dieser nach den Seiten hin vier schmale Arme aus, welche sich der Oberfläche des Kopfes eng anschmiegen und nicht selten mehr als ein Drittel des Umfanges umfassen. Bisweilen lösen sich bei der Präparation diese Arme vom Kopfe ab und ragen frei hervor. Ihre Länge wechselt sowohl unter sich an demselben Kopfe, als auch bei den verschiedenen Spermien.

Textfiguren 11 und 12 entsprechen den Figuren 6 und 7 der Retziusschen Tafel und sind nach mit Zenkerscher Lösung fixierten und mit

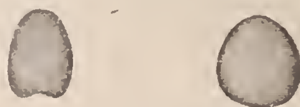


Fig. 11 und 12.

Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparaten gezeichnet. Nur in Fig. 11 ist am hinteren Rande des Kopfes eine flache Einkerbung zu sehen. Irgend

eine Andeutung einer inneren Struktur oder eines zentralen hellen Raumes ist in allen diesen von G. Retzius gezeichneten Köpfen nicht zu sehen.

Nachdem ich kürzlich die Spermien der Forelle studiert und beschrieben[1]) hatte, war es mein Wunsch, auch die Samenkörper des nahe verwandten Lachses aus eigner Anschauung kennen zu lernen.

Es gelang mir nach vielfachen Bemühungen im November 1915, durch gütige Vermittlung der Landwirtschaftskammer in Hannover, einen prächtigen, im roten Hochzeitskleide strahlenden, in der Weser bei Bremen gefangenen, 1,10 Meter langen Lachsmilchner, *Salmo salar* L., zu erhalten, welcher nach dem Fange sogleich auf Eis verpackt abgesandt war und sehr frisch in meinem Laboratorium eintraf. Durch Streichen ließ sich, wenn auch noch nicht sehr reichlich, blendend weißes Sperma aus den großen Hoden ausdrücken; es enthielt zahllose reife Samenkörper.

Die Spermien des Lachses gleichen sehr denen der Bachforelle und des Saiblings; auch Größendifferenzen sind, wenigstens am Kopf, kaum festzustellen.

Wie bei der Forelle besitzt der Kopf die Form einer kurzen, etwas abgeplatteten Walze mit vorderem abgerundetem Ende, während das hintere Ende senkrecht zu seiner Längsachse abgestutzt ist. Beide Flächen und Ränder sind stark konvex.

Die kugelrunden Köpfe, welche G. Retzius nach mit Osmiumsäure fixierten und mit Rosanilin gefärbten Präparaten gezeichnet hat (siehe die obigen Textfiguren 6–10), entsprechen mithin nicht der ursprünglichen, natürlichen Form, sondern sind, wie auch der Autor schon nicht bezweifelt, durch Quellung verunstaltet. Derartige Quellungserscheinungen kommen an den zarten Köpfen der Teleostierspermien leicht und häufig zur Beobachtung.

Von den beiden, nach Fixierung mit Zenkerscher Flüssigkeit erhaltenen Retziusschen Figuren entspricht nur Fig. 6 (siehe Textfig. 11) der natürlichen Form, Fig. 7 (Textfig. 12) ist auch schon durch Quellung verändert. Die Textfiguren 13–34 bringen nach meinen eigenen Beobachtungen eine Anzahl von Ansichten des Kopfes, zum Teil noch im Zusammenhang mit dem Verbindungsstück und dem vorderen Geißelteil. Die Figuren wurden teils nach den ganz frischen, in physiologischer Kochsalzlösung liegenden Spermien (Fig. 13–17), teils nach durch Osmiumdämpfe fixierten, ungefärbten Präparaten (Fig. 18–34) bei der Zeissschen homogenen Immersion 1,5, Apert. 1,30, Kompensationsokular Nr. 12

---

[1]) E. Ballowitz, Über die Samenkörper der Forellen. Archiv für Zellforschung, XIV. Bd., 2. Heft, 1915.

gezeichnet; nur Fig. 32—34 sind etwas stärker mit Kompensations-Okular Nr. 18 vergrößert. In den Figuren 30 und 31 war die Färbung mit Rosanilin ausgeführt. Die Figuren 13—16, 18—21, 23—31 stellen Flächenansichten des Kopfes dar; in den Figuren 17, 22, 32—34 ist der Kopf im Präparat schräg nach unten gestellt, so daß man auch seine hintere Fläche sieht.



Fig. 13—17.



Fig. 18—22.



Fig. 23—29.



Fig. 30 und 31.

An dem hinteren queren Rande des Kopfes erkennt man die von His und Miescher beschriebene, von G. Retzius bestätigte flache Einkerbung. Stellt man die in Flächenansicht befindlichen Köpfe bei mittlerer Einstellung ein, so geht von dieser Einkerbung ein deutlicher, heller, kanal-

artiger Streifen aus, der in der Mittellinie das hintere Drittel des Kopfes durchsetzt und nach vorne abgerundet endet; seine Begrenzung ist nicht scharf. Vielleicht ist er beim Lachs nicht so auffällig und so breit wie bei der Forelle, jedenfalls aber an bei weitem den meisten Köpfen sehr deutlich. Der eine ihn begrenzende Schenkel erscheint oft, ähnlich wie beim Saibling, ein wenig breiter, Fig. 14, 15, 24, 26, 31. Nach hinten gegen die Einkerbung scheint der helle Streif sich zu öffnen, so daß man hier an den schräg oder senkrecht gestellten Köpfen einen rundlichen, lochartig aussehenden Fleck antrifft. Die Figuren 17 und 22 zeigen dies an etwas schräg gestellten Köpfen. Verändert man die Einstellung, so wird der helle Streif undeutlich und verschwindet. An seine Stelle tritt dann meist ein kurzer, feiner, dunkler Strich, der vorne alsbald in einem Pünktchen zu endigen scheint. Fig. 27—31. Beides, hellen Streif und dunklen Strich, gleichzeitig scharf einzustellen, gelingt nicht. Beide sind aber nicht etwa auf der gleichen Struktur beruhende optische Effekte, sondern sind nebeneinander vorhanden. Das zeigen die Fig. 32—34.



Fig. 32—34.

Die drei Köpfe, von denen das Verbindungsstück abgefallen ist, sind schräg gestellt, so daß man auf ihre Hinterfläche blickt. Man erkennt den hellen Streif als runde, helle, lochartige Stelle und kann an ihrem Rand deutlich einen dunklen Querschnittspunkt verfolgen, die Fortsetzung der Geißel, die dem dunklen Strich bei Flächenansicht entspricht, wie sogleich andere Präparate beweisen werden.

Bei intensiver Färbung und auch in gefärbten Deckglastrockenpräparaten verschwindet der helle Streif, und sieht der Kopf alsdann gleichmäßig dunkel gefärbt aus, wohl ein Beweis, daß der helle Streif keinem Hohlraum, sondern einer zentralen Substanz entspricht.

G. Retzius scheint dieser helle Streif entgangen zu sein, wenigstens ist in seinen Abbildungen keine Andeutung davon zu sehen.

Ließ ich die Präparate einige Zeit liegen oder brachte ich die durch Osmiumdämpfe fixierten Spermien in eine Lösung von Kalium aceticum, so erhielt auch ich wie G. Retzius, regelmäßig Quellungen der Köpfe, die kugelig anschwollen. Bisweilen, besonders in dem frischen Sperma, nahmen sie dabei auch eine mehr dreieckige Form an, wobei die vordere und seitliche Begrenzung scharf hervortrat, während der hintere Rand

nur zart begrenzt war und den Eindruck machte, als ob hier der Inhalt hervorgequollen wäre. Auch bei den Forellen habe ich a. a. O. Ähnliches beschrieben. In den Kochsalzpräparaten sah ich auch einen grobkörnigen Zerfall des Kopfes.

Färbt man durch Osmiumdämpfe fixierte Lachsspermien mit Gentianaviolett und schließt die Präparate in konzentrierte Lösung von Kalium



Fig. 35—38.



Fig. 39—44.



Fig. 45—49.



Fig. 50 und 51.

aceticum ein, so gewinnt man einen weiteren Einblick in die Struktur der Köpfe. Das Gleiche findet statt, wenn man nach dem Vorgange von G. Retzius statt mit Gentianaviolett mit Rosanilin tingiert. Die Figuren 35—51 sind nach so hergestellten Präparaten gezeichnet. In den Figuren

35—44 sind die Köpfe isoliert, in den Figuren 45—51 besitzen sie noch die Geißel, von welcher nur der vordere Teil angegeben ist.

Zunächst quellen wieder durchgehends alle Köpfe und werden kugelig. Dabei nehmen sie nur wenig Färbung an und erscheinen ganz blaß und durchsichtig. Fast in allen Köpfen sieht man nun sehr deutlich am hinteren Ende einen dunkel gefärbten, scharf hervortretenden, kurzen Faden, welcher in den Kopf eintritt und in ein Endknöpfchen übergeht. Bisweilen scheinen es zwei Knöpfchen dicht hintereinander zu sein, doch wurde dies nicht so deutlich, wie ich es an dem gequollenen, kugelig gewordenen Kopf der Forelle gesehen und a. a. O. beschrieben habe.

Dieser Faden geht nur von dem Verbindungsstück aus, wenn dasselbe an gewöhnlicher Stelle hinter dem Kopfe liegt. Fig. 35, 36, 39—49. Es kommt aber bisweilen vor, daß das Verbindungsstück disloziert ist, wie in Fig. 37 und 38; alsdann ist doch der mit Endknopf versehene Faden am hinteren Kopfende vorhanden und unabhängig vom Verbindungsstück.

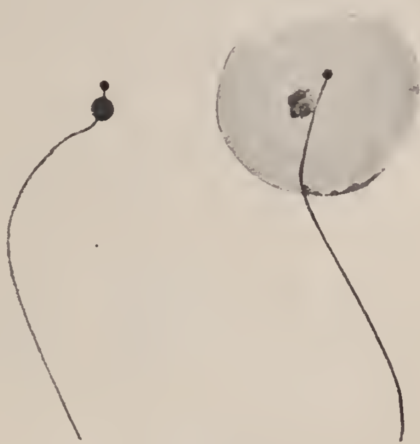


Fig. 52 und 53.

Dieses mit Endknopf versehene Fädchen ist nun unzweifelhaft das vorderste, in den Kopf eingelassene Ende der Geißel. Denn ich habe mich des öfteren auf das bestimmteste davon überzeugen können, daß die Geißel direkt in dieses Fädchen übergeht. Das wird unzweifelhaft, wenn das Verbindungsstück exzentrisch am Kopf gelagert ist. Alsdann zieht die Geißel an dem Verbindungsstück oberflächlich vorbei und läßt sich bis zum Faden verfolgen, in den sie direkt übergeht. Die genau nach dem Präparat bei etwas stärkerer Vergrößerung gezeichneten Figuren 50 und 51 zeigen dies außerordentlich klar. Man sieht den hellen Zwischenraum zwischen dem Verbindungsstück und der Geißel, welche oberflächlich an dem Verbindungsstück vorbeigeht und sich in den mit Endknopf versehenen, im Kopf gelegenen Faden fortsetzt. Das Gleiche habe ich ja auch von den gequollenen Spermienköpfen der Forellen beschrieben.

Diese Beobachtung fand ich bestätigt in anderen Präparaten, nach denen die Figuren 52 und 53 dargestellt sind. Diese Präparate hatten

mehrere Wochen unter dem Deckglase feucht gelegen, nachdem sie durch Osmiumsäure fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt waren. Die Köpfe waren allmählich gequollen und ganz aufgelöst, so daß man nur noch ihre stark vergrößerten, schattenhaften Umrisse sah. Fig. 53. Nur die Geißel und an ihrem vorderen Ende oft auch noch das Verbindungsstück, wenigstens der größte Teil desselben, hatten sich erhalten. Aus ihm ragte dann der völlig isolierte, mit Endknopf versehene Faden hervor, Fig. 52 und 53. Der Endknopf entspricht wohl unzweifelhaft einem Zentralkörperchen. Ähnliche Bilder habe ich schon früher bei anderen Teleostiern erhalten und zur Darstellung gebracht[1]).

Der helle Streif ist in diesen gequollenen Köpfen nur selten und dann meist auch nur noch in Andeutungen zu sehen.

Wie bei den Forellen, lagert sich das vorderste, vom Achsenfaden gebildete Ende der Geißel mit dem Endknopf in die helle Substanz ein, welche den Kanal wohl ausfüllt und den hellen Streifen verursacht. Wie die oben geschilderte Einstellung annehmen läßt, findet die Einlagerung aber nicht in der Achse des hellen Kanals statt, sondern, wie ich vermuten muß, exzentrisch am Rande der hellen Substanz; daher lassen sich beide nicht gleichzeitig scharf einstellen, wie oben betont. Ich verweise mit Bezug hierauf auch auf die oben gegebene Erklärung der Figuren 32—34.

Es ist nun wohl möglich, daß Miescher von den beschriebenen Einzelheiten schon etwas gesehen hat. Dabei ist aber zu bedenken, daß er nicht so gute Linsen zur Verfügung hatte, wie wir jetzt in den Zeissschen homogenen Immersionen. Auch ist noch die starke Lichtbrechung der mit konvexen Oberflächen versehenen Köpfe in Betracht zu ziehen. So erklärt sich vielleicht, daß er seinen Innenraum scharf begrenzt zeichnet. Sein allerdings zu großer Innenraum entspricht vielleicht dem von mir geschilderten kanalartigen hellen Streifen, sein Zentralstäbchen könnte im Zusammenhang stehen mit dem Achsenfaden im Kopf, wie ich früher schon vermutet habe, sein allerdings viel zu feiner »Mikroporus« würde an der hinteren Einkerbung zu suchen sein, die bei vertikaler Kopfstellung ja als rundliches Loch imponiert. Vgl. Fig. 17, 22 und 32—34. So wäre es möglich, die Miescherschen Angaben mit den oben geschilderten Beobachtungen einigermaßen in Einklang zu bringen.

An den gequollenen Präparaten, welche in den Textfiguren 35—51 zur Darstellung gebracht sind, fiel mir noch etwas Merkwürdiges im

[1]) Vgl. E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III: Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XXXVI, 1890, Taf. XI, Fig. 48.

Innern der Köpfe auf, was ich bei den Forellen nicht angetroffen habe. Der hintere, den Achsenfaden mit dem Endknöpfchen einschließende Teil des Kopfes schien bisweilen ein wenig dunkler gefärbt und grenzte sich gegen den vorderen Kopfabschnitt durch eine nach vorne konvex gebogene, intensiv tingierte Lamelle ab. Daß es sich um eine solche Lamelle handeln muß, ergab ihr Wandern bei dem Heben und Senken des Tubus mit der Mikrometerschraube. Besonders der mittlere Teil der Lamelle war verdickt, etwas unregelmäßig und intensiv gefärbt; er trat daher besonders deutlich hervor und wurde sehr auffällig, bisweilen war er nur allein gefärbt. Die Figuren 39—51 zeigen diese auffällige Struktur, von welcher vorher an den nicht gequollenen Köpfen nichts zu sehen war, und welche auch G. Retzius nicht erwähnt, obwohl er die gequollenen und gefärbten Köpfe untersucht hat. Nur an wenigen Köpfen meiner Präparate war sie nicht sichtbar, wie in den Figuren 35—38.

Wie schon früher bei den Forellen, fiel mir an den gequollenen Spermienköpfen des Lachses die scharfe membranartige Begrenzung der gequollenen Köpfe auf, die wahrscheinlich macht, daß sich an der Oberfläche wenigstens des vorderen und seitlichen Kopfteiles eine dünne, membranartige mit der Innensubstanz wohl fest zusammenhängende Hülle befindet. Diese Hülle erschien sogar isoliert an anderen Präparaten, welche nach Osmiumfixierung und Gentianafärbung mehrere Wochen lang unter dem mit Verschlußring abgeschlossenen Deckglase feucht gelegen hatten.



Fig. 54—58.

Die Figuren 54—58 führen fünf Spermienköpfe aus diesen Präparaten vor. Der Kopf ist stark gequollen und im vorderen und seitlichen Teil ganz hell, wahrscheinlich, weil sich hier die Kopfsubstanz aufgelöst hat. Dieser helle Teil wird nun durch eine deutliche, feine, zarte Hülle abgeschlossen. Die Hülle zeigt unregelmäßige Verdickungen, wohl infolge von Auflagerungen. Der hintere Teil der Kopfsubstanz hatte sich innerhalb der Hülle noch erhalten und hob sich durch Färbung deutlich ab. In ihnen waren bisweilen noch Andeutungen des hellen Streifens (Fig. 54—56) zu erkennen, auch die Geißelfortsetzung mit dem Endknopf war meist zu sehen

(Fig. 57 und 58), dagegen fehlte hier die oben geschilderte dunkle Lamelle. Da es sich in diesen Präparaten um starke Verunstaltung der Köpfe handelt, will ich ihnen nicht zu viel Bedeutung beilegen.

In Betreff des Verbindungsstückes ist dem oben bereits darüber Gesagten nur wenig hinzuzufügen. Es stellt ein kleines, unansehnliches, meist abgerundetes, sich intensiv färbendes Klümpchen dar, welches sich gewöhnlich am hinteren Ende des Kopfes vorfindet, wie die Figuren 23—31, 35, 36, 39—42 und 44—49 zeigen. Es kann aber auch, wie oben schon erwähnt, von dieser Stelle verschieden weit abrutschen, so daß die Geißel an ihnen vorbeigeht. Fig. 31, 37, 38, 43, 46, 50 und 51. Bisweilen sieht man neben dem intensiv gefärbten Stück noch zartere Anlagerungen, wahrscheinlich Reste des Protoplasmas der Bildungszelle. Von dem Vorhandensein von vier davon ausgehenden schmalen Armen, die G. Retzius, wie oben angeführt, beschrieben hat, habe ich mich aber nicht überzeugen können.

Nachtrag.

Außer den Spermien des Lachses konnte ich in letzter Zeit auch frisches Material zweier anderer Salmoniden, der im Frühling laichenden Regenbogenforelle, *Salmo irideus* Gibb. und des im Laacher See vorkommenden Silberfelchens *Coregonus fera* Jur. var.[1]), untersuchen: die letzteren, welche ich in zwei frisch gefangenen, auf Eis verpackten Exemplaren erhielt, verdanke ich der freundlichen Vermittlung des Herrn Prof. Dr. Thienemann, Leiters der Biologischen Abteilung an der Landwirtschaftlichen Versuchsstation in Münster i. W.

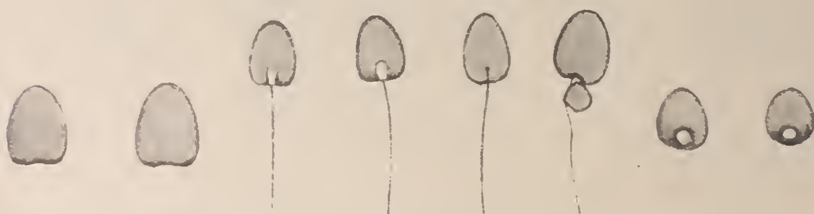


Fig. 59—66.

Beide Arten zeigen die oben beschriebene Kopfform. Die Samenkörper der Regenbogenforelle sind nach Größe, Form und Struktur denen der Bachforelle und des Saiblings sehr ähnlich. Im Kopf läßt sich der

[1]) Vgl. Aug. Thienemann, Die Silberfelchen des Laacher Sees. Die Ausbildung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraum von 40 Jahren. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere, Bd. 32, 2. Heft, 1912.

Faden mit dem Endknopf nachweisen, letzterer erschien auch hier bisweilen doppelt. Auch der helle Streifen war vorhanden. Das Verbindungsstück ist sehr klein, das Endstück der Geißel dagegen relativ lang und deutlich abgesetzt.

Die Figuren 59—66 veranschaulichen die Kopfform der Spermien des Silberfelchens und sind nach den frischen, in physiologischer Kochsalzlösung liegenden ungefärbten Präparaten gezeichnet, die Fig. 59 und 60 bei etwas stärkerer Vergrößerung als die übrigen. Die Figuren 59 und 60 stellen zwei von der Fläche gesehene, isolierte Köpfe dar. In den Figuren 61—64 ist mit den Köpfen noch der vordere Teil der Geißel im Zusammenhang, von denen aber in Fig. 61—63 das kleine Verbindungsstück abgefallen ist. In Fig. 61 und 62 erkennt man den hier nur schmalen und kurzen, hellen Streifen, in Fig. 63 dagegen das vordere Geißelende mit dem Endknopf. In den Figuren 65 und 66 blickt man auf die Hinterfläche der schräg gestellten Köpfe mit dem lochartigen, hellen Fleck.

Die oben beschriebene Kopfform mit dem mehr oder weniger deutlichen hellen Streifen darin scheint mithin für die Samenkörper der Salmoniden charakteristisch zu sein.

Über die morphologischen Veränderungen der Kern- und Plasmasubstanzen im Verlaufe des Wachstums der Oocyten.

(Zugleich ein Beitrag zur Deutoplasmabildung.)

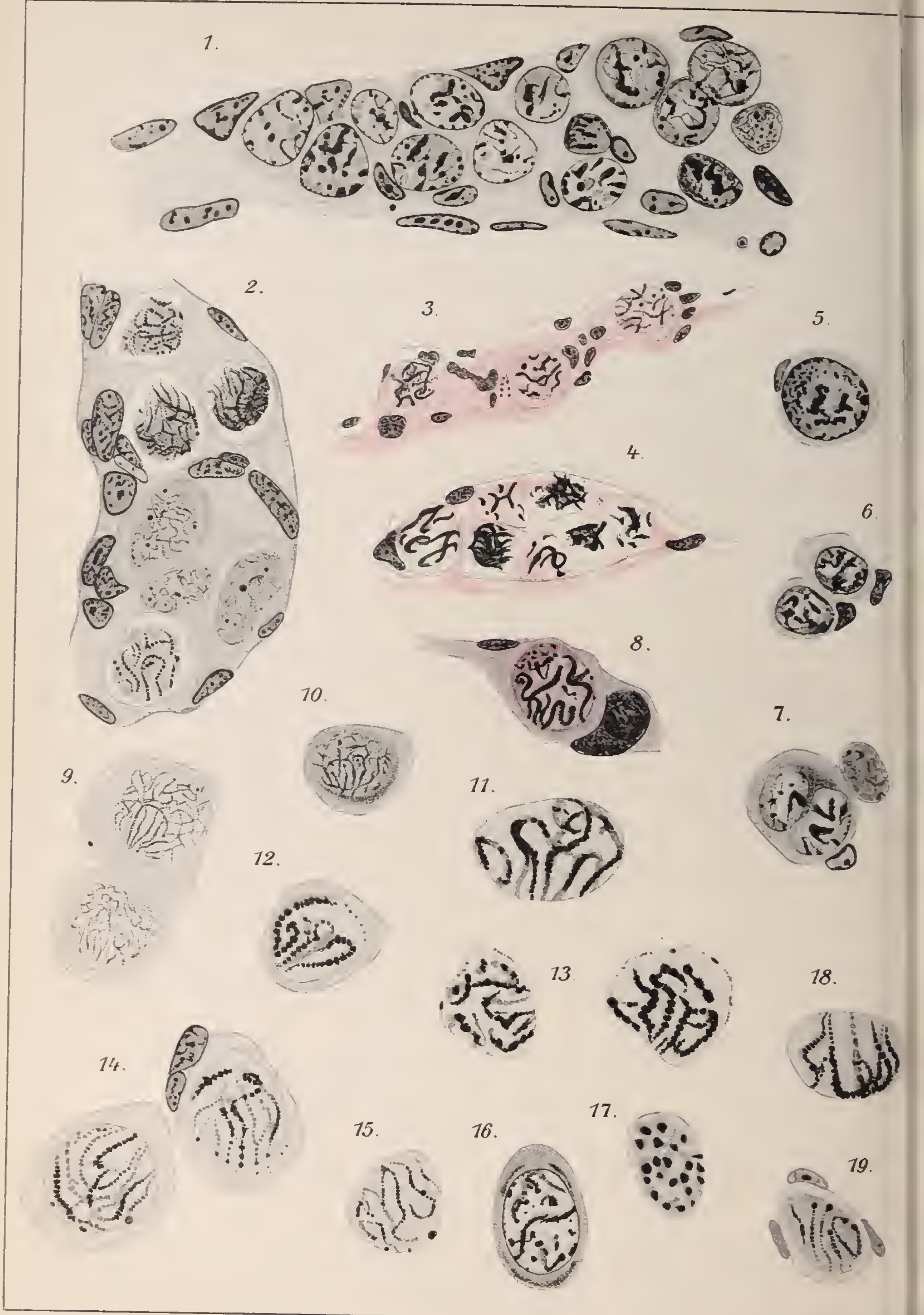
Von

Helena Gajewska.

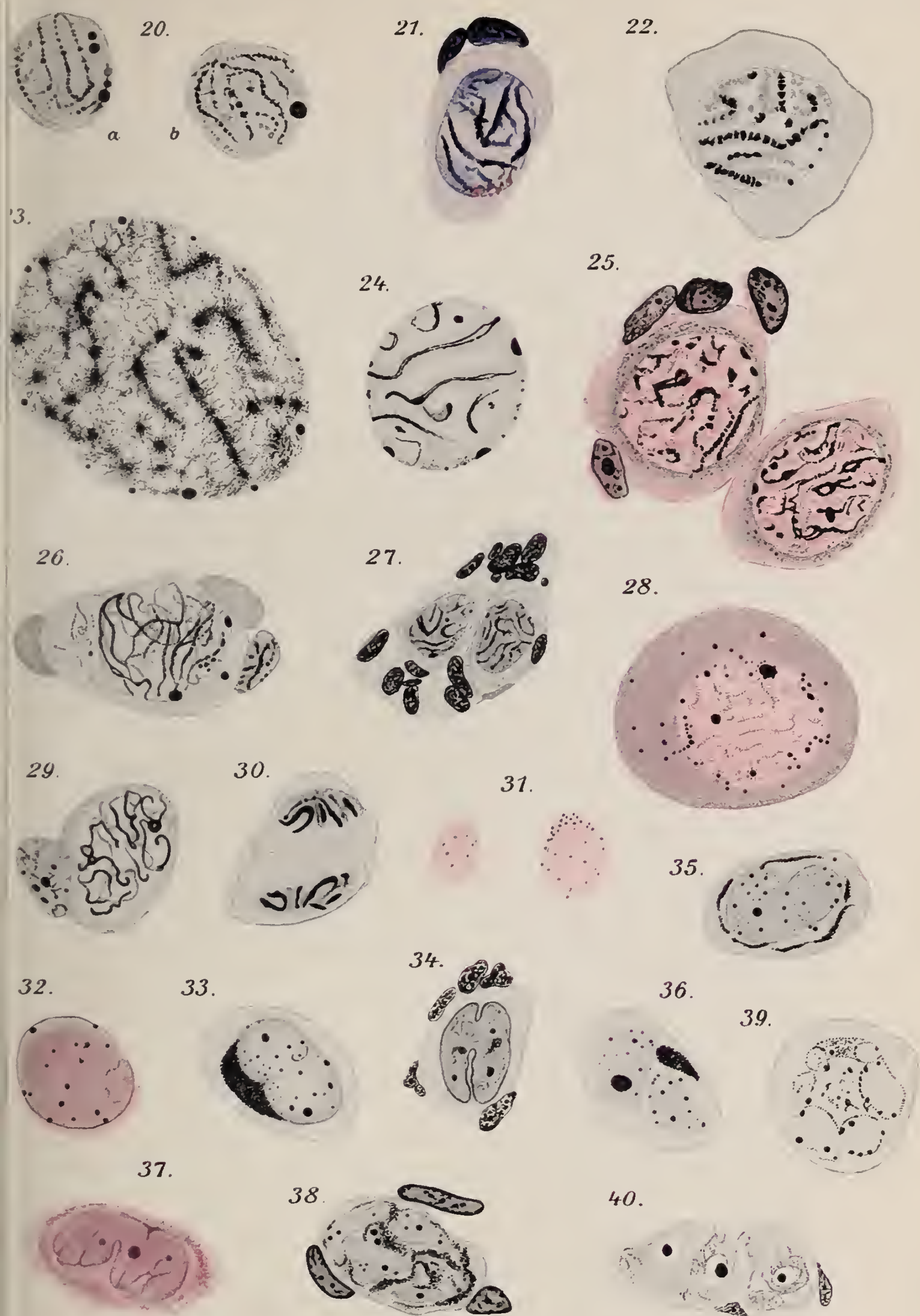
Aus dem histologischen Institute der Jagellonischen Universität in Krakau.
Vorstand: Prof. Dr. MAZIARSKI.

Mit Taf. XXVIII—XXXI.

Inhaltsangabe.

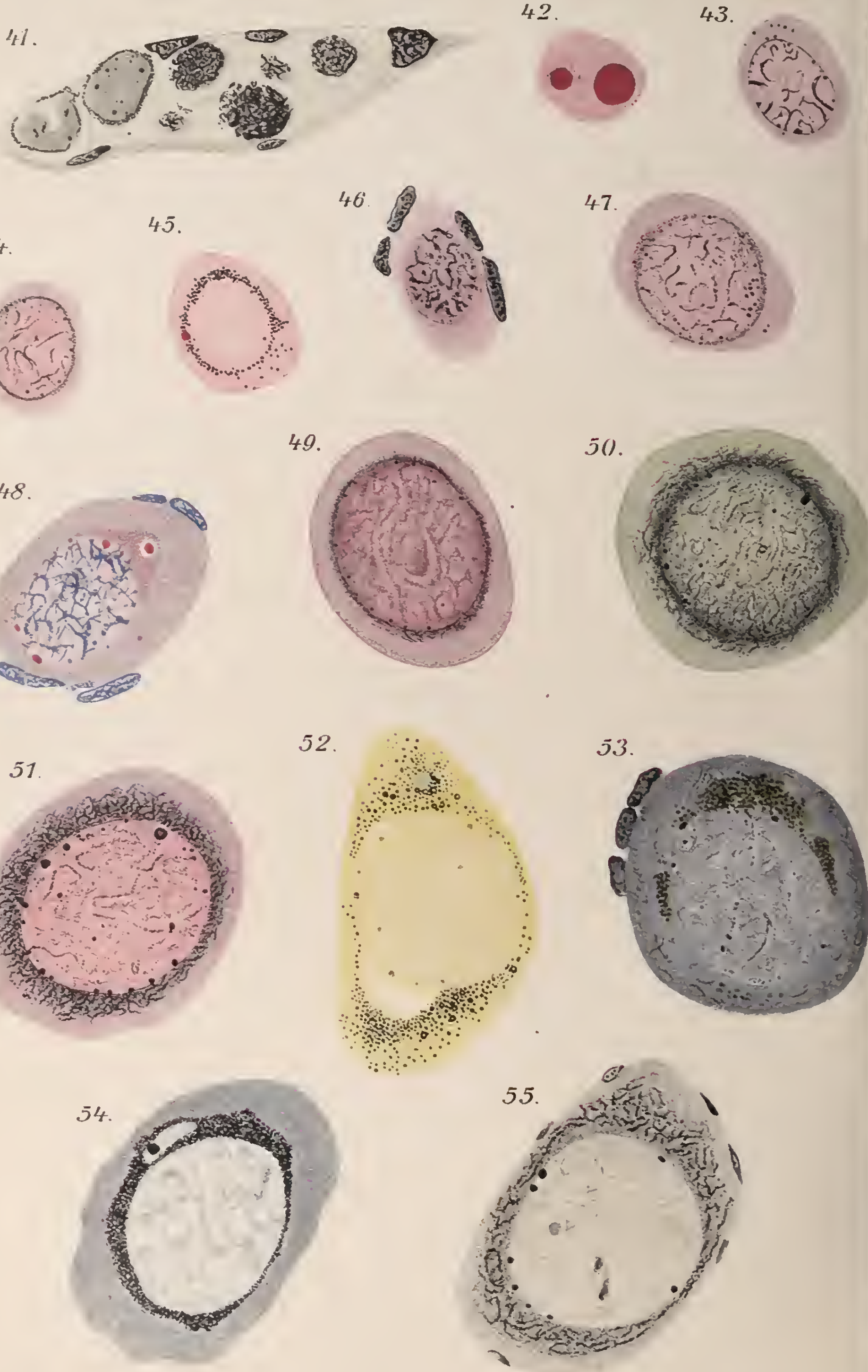


Gajewska gez.

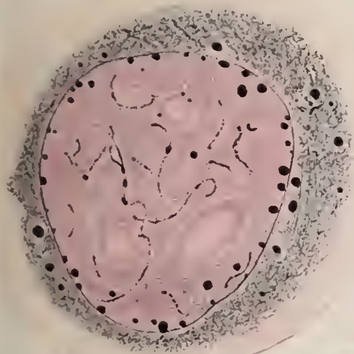


…gelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


41.
42.
43.
44.
45.
46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.
55.

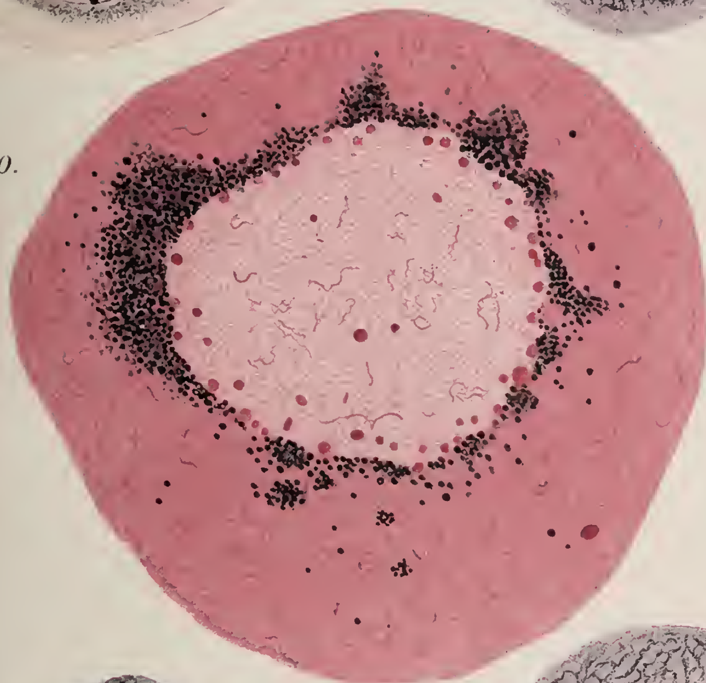
6.



57.



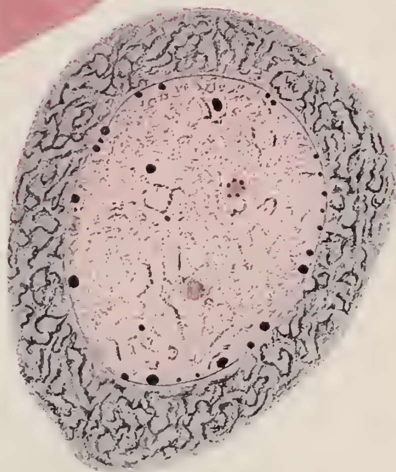
60.



58.



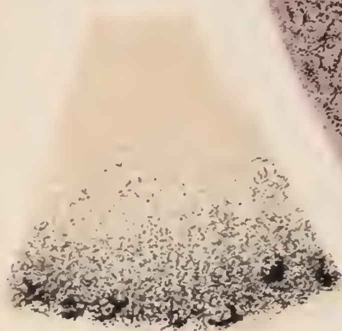
59.



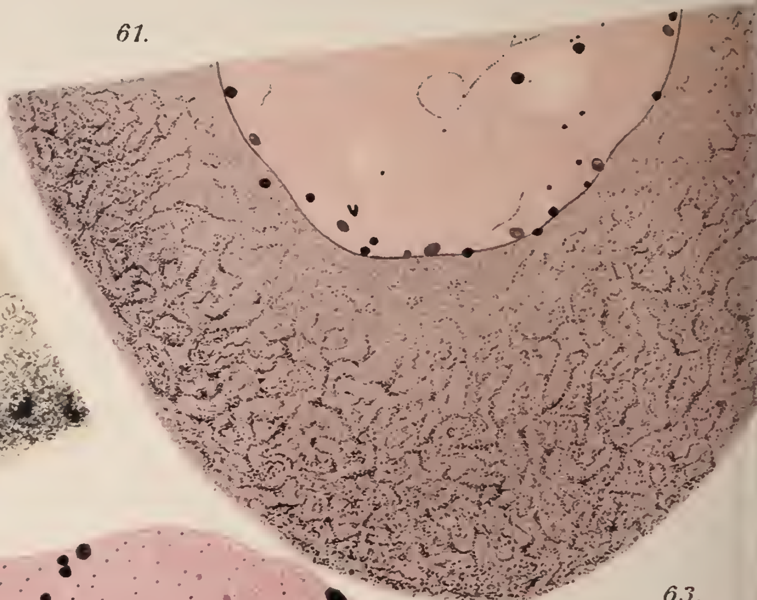
elmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

64.



61.



71.

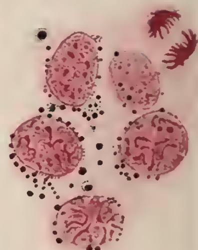
63.



72.



69.



Gajewska gez.

Verlag von Wilh.

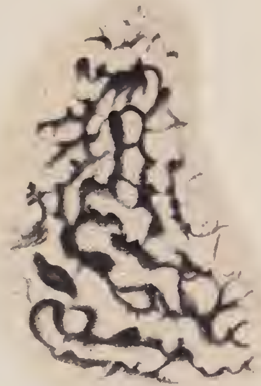
62.



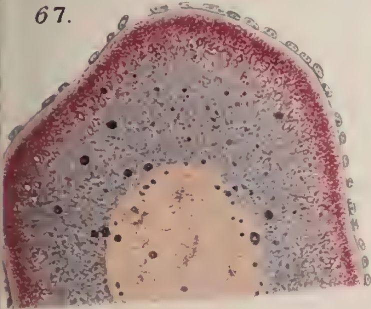
65.



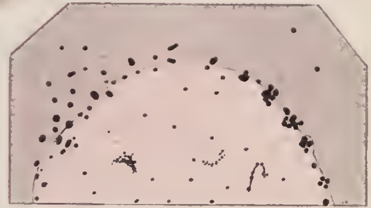
66.



67.



76.



75



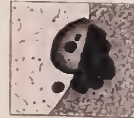
68.



73.



77.



79.



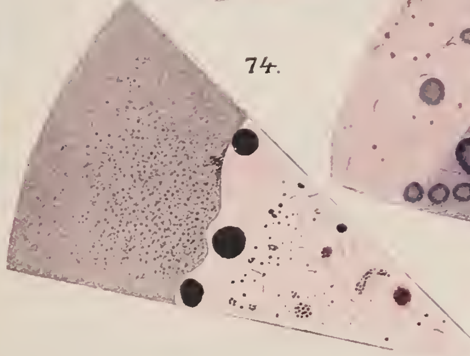
78.



80.



74.



0.



gelmann in Leipzig.

Lith Anst. v Johannes Arndt, Jena



Gajewska gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

I. Einleitung.

Die Literatur über die Ovarialeier verschiedener Tiere ist gegenwärtig sehr reichhaltig geworden, da die Probleme, welche sich auf diesem Gebiete aufdrängen, von Tag zu Tag wachsen.

Die Bildung der Oocyten, die Veränderungen ihres Kernchromatins, die Bedeutung dieser charakteristischen Entwicklungsstadien des Chromatins (Synapsisperiode), die Bildung der Nukleolen, ihre Morphologie und ihr Zusammenhang mit den Chromosomen, die Kontinuität der chromosomalen Substanz, der Anteil des Kerns an den vegetativen Lebensprozessen der Eizelle, der Anteil der Nukleolen an der Vitellogenese und der Bildung des Chromatins, die Nukleolisation des Ooplasmas, das Bestehen oder Nichtbestehen von vitellogenen Substanzen, die plasmatischen Strukturen und ihre Rolle bei der Dotterbildung, der Anteil der Follikelzellen und anderer Nährvorrichtungen an der Vitellogenese, die Dotterbildung, die Degenerationserscheinungen in den Keimzellen usw., das waren eben jene Fragen, welche die Forscher unausgesetzt beschäftigen, wobei die Ansichten vielfach stark auseinandergehen.

Es war das Ziel meiner Arbeit, jene Streitfragen an einem günstigen Material nachzuprüfen und dabei einzelne Lücken in unseren Kenntnissen über das Ovarialei der Amphibien auszufüllen.

II. Material und Methoden.

Um für diese Untersuchung alle notwendigen Entwicklungsstadien zu erhalten, wählte ich ein leicht zu beschaffendes Material, das zu jeder Zeit in reichlicher Menge zur Verfügung stand, weil ich nur in diesem Fall das Ziel dieser Arbeit erreichen konnte. Da in der Umgebung von Krakau sich im Frühling eine Menge von Tritonen in kleinen Teichen und Pfützen zeigt und es mir daher nicht schwer wurde, eine große Anzahl von Wassermolchen (*Triton*) zu fangen, machte ich meine Beobachtungen an den Oocyten von *Triton taeniatus*, teilweise *Triton cristatus*. — Ein Teil des Materials wurde aus einem zoologischen Geschäft in Berlin bezogen. Da ich jedoch bemerkte, daß die Keimstöcke dieser Tiere, die im Winter bei gewöhnlichem Fleischfutter gezüchtet wurden, gewisse pathologische Veränderungen aufwiesen, daß also dieses Material zu den Forschungen ungeeignet erschien, so nahm ich hiervon Abstand.

In dem gesammelten Material finden sich keine Lücken in den Entwicklungsstadien, denn die Keimstöcke zeigen Eier verschiedener Größe. Es ist dies leicht begreiflich, da das Ei des Tritons fast zwei Jahre zu seiner

Entwicklung braucht und nach CARNOY und LEBRUN (19) die Weibchen zur Zeit des ersten Eierlegens ungefähr drei Jahre alt sind. Deshalb findet man immer Tiere von sehr verschiedenem Alter, deren Keimstöcke auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehende Oocyten enthalten.

Die gefangenen Tiere wurden im Laboratorium sofort durch Zerstörung des Rückenmarks getötet. — Nach der Öffnung der Bauchwand wurden unter Vermeidung jedweden Druckes die beiden Keimstöcke herausgeschnitten. Die größeren Exemplare davon wurden vor dem Fixieren in kleinere Stücke zerschnitten, damit die Fixierungsflüssigkeit rascher eindringe, die kleinen dagegen in toto fixiert.

Um die Resultate leichter zu kontrollieren, fixierte ich gewöhnlich Stücke eines und desselben Keimstockes in verschiedenen Flüssigkeiten.

Als Fixierungsflüssigkeiten verwendete ich vor allem die Mischungen von ZENKER, BOUIN, die von BENDA modifizierte Mischung FLEMMINGS, ferner Mischungen von 40% Formol mit Sublimat (im Verhältnis 1 : 2) und die Mischung MÜLLERS mit Formol.

Bekanntlich bildet eine gewisse Menge von Fettsubstanzen (von 10% bis 50% Trockensubstanz) den wesentlichen Bestandteil des Zellplasmas. Nur lassen sich diese Substanzen nicht nach allen Fixierungsmethoden nachweisen, besonders, wenn es reine Fette sind, und oft erweisen sich solche Methoden, welche den Kern und sogar das Plasma gut (d. h. ohne Schrumpfung) fixieren, zur Untersuchung der Veränderungen im Plasma als unzureichend, so daß man vielfach die nach einer Fixierungsflüssigkeit erhaltenen Bilder durch andere ergänzen muß. So geben die Chrom- und Osmiumsäure-Mischungen, welche sich vor allem zur Untersuchung der im Plasma befindlichen, an seiner schöpferischen Tätigkeit beteiligten Substanzen eignen, keine typischen Bilder von den Kernen, während sich hinwiederum die Mischung von Formol und Sublimat, welche ebenso vortrefflich Kern als Plasma fixiert, nicht zu Untersuchungen der Plasmaveränderungen eignet.

Die von mir angewandten Fixierungsflüssigkeiten lassen sich in zwei Gruppen einteilen, und zwar in solche, die sich vor allem zur Untersuchung der Veränderungen im Kern der Oocyten eignen: die Mischung von Sublimat und Formol, die Flüssigkeiten BOUINS, ZENKERS und die von BENDA modifizierte Mischung FLEMMINGS, (wenn es sich um Kerne handelt, die außerhalb des Synapsisstadiums stehen), ferner solche, die zur Nachweisung der im Plasma stattfindenden Veränderungen dienen, wie: die Mischungen von BENDA, ZENKER, MÜLLER (mit Formol), die Mischungen ALTMANNS, die Methoden von SCHULTZE und von MARCHI.

Ähnliche Resultate, wie die Mischung ZENKERS gibt auch die Mischung

Flemmings, welche kalt und mit normaler Menge Essigsäure angewendet, auf die Kerne der Oocyten schrumpfend einwirkt. — Die von Benda modifizierte Chrom-Essig-Osmiumsäuremischung Flemmings mit nur einem oder zwei Tropfen Essigsäure auf 19 ccm dieser Mischung gibt sehr schöne Bilder, wenn es sich um die Kern- und Protoplasmastruktur in älteren Oocyten und ihre Fixierung handelt.

Die nach obiger Vorschrift hergestellte Mischung erwärmte ich einige Minuten im Thermostaten bei gleichmäßiger Temperatur von 58—60° C und warf dann kleine Stückchen von Keimstöcken hinein, worauf sie acht Tage bei gewöhnlicher Temperatur fixiert wurden. Eine weitere Chromierung und Behandlung mit dem Gemisch von Acet. pyrolign. rectific. und Sol. acid. chromic. ist nicht unumgänglich nötig, außer wenn man eine dunklere Färbung der Substanzen, welche durch Osmiumsäure geschwärzt werden, gewinnen will.

Es muß bemerkt werden, daß die Präparate nach dem Gemische von Acet. pyrolign. rectific. und Sol. acid. chromic. und langer Chromierung sich schlechter mit Heidenhains Hämatoxylin und Eosin färben. Gewöhnlich wurden die Objekte nach achttägiger Fixierung gründlich in fließendem Wasser ausgewaschen.

Die Mischung von Bouin gibt dem Plasma der Oocyten von *Triton* ein mehr körniges Aussehen als die Mischung Zenkers. Sechs bis acht Stunden genügen vollkommen, um kleinere Stücke zu fixieren. Das Ausspülen der Pikrinsäure erfolgte durch längeres Verweilen in 70%igem Alkohol; die Anwendung von Lithion carbonicum war nicht nötig.

Die von Carnoy und Lebrun (18) empfohlenen Flüssigkeiten von Gilson und Carnoy ergaben keine befriedigenden Resultate, ebensowenig die Mischungen von Michaelis, Fick, Tellyesniczky, ferner Formol, Sublimat und Alkohol.

Was die Methode Sjövalls[1]) anbelangt, war sie nur ebenso wie die Methode von Kopsch[2]) eine Verifikation der mit den Mischungen von Zenker und Flemming erhaltenen Resultate. In den Fixierungsflüssigkeiten von Sjövall und Kopsch schwärzen sich schnell kleine Oocyten, sowie auch solche, in denen sich der Dotter schon zu bilden begonnen hat;

---

[1]) Nach achtstündiger Fixierung in 10%igem Formol bei Zimmertemperatur und nach gründlichem Ausspülen im fließenden Wasser bringt man die Stückchen in 2%ige Osmiumsäure, wo sie 2—3 Tage bei gleichmäßiger Temperatur (23° C) verbleiben; hierauf werden sie in fließendem Wasser 24 Stunden lang ausgespült und mit Spiritus behandelt.

[2]) Die Stücke bleiben acht Tage in 2%iger Osmiumsäurelösung bei gleichmäßiger Temperatur von 23° C.

das zarteste Reticulum im Ooplasma erhält man aber in Eiern von mittlerer Größe. — Besonders viel Zeit habe ich obigen Methoden nicht gewidmet, wertvolle Fingerzeige über das Behandeln der Objekte fand ich in der Arbeit Weigls (120, 121).

Das fixierte Material erwies sich beim Schneiden oft als spröde, besonders wenn es vor Einschluß in Paraffin auf gewöhnliche Weise durch Alkohol und Xylol geleitet wurde. Zwar ließen sich Eier von mittlerer Größe und ohne Dotter oder mit einer kleinen Menge davon noch ziemlich gut schneiden, schwierig ist es dagegen, von dotterreicheren Eiern dünne Schnitte zu erhalten, da die Dotterplättchen beim Schneiden der Präparate herausspringen.

Um diesem Mangel abzuhelfen, behandelte ich die fixierten Objekte auf folgende Weise: Nach Behandlung in Chrom- und in Osmiummischung, nach 24stündigem Auswaschen in fließendem Leitungswasser wurden die fixierten Keimstöcke in 50%-, 70%- und 85%igem Alkohol entwässert, worin sie je 12 bis 24 Stunden verblieben. Hierauf kamen sie in 95%igen und absoluten Alkohol für bedeutend kürzere Zeit, in absoluten Alkohol mit Chloroform (aa) nur für so lange, bis die Stückchen zu Boden fielen: in reinem Chloroform wurden sie höchstens 15 Minuten belassen. Darauf brachte man die Objekte in Chloroform-Paraffin für 1—2 Stunden und, nachdem sie wieder einige Minuten in reinem Parraffin zuerst von 46° und von 52° Schmelzpunkt im Thermostaten gehalten worden waren, fand die Einbettung in hartem Paraffin statt.

Die so entwässerten und eingebetteten Keimstöcke lassen sich ganz gut, sogar in 2 μ dicke Schnitte in lange Bänder auf dem Mikrotom System Rooking schneiden.

Die mit Osmium- und mit Chrommischungen fixierten Schnitte wurden, wenn der Keimstock größere Eier enthielt, mittels Eiweiß und Wasser an die Objektträger geklebt, nach anderen Fixierungen wurde zum Aufkleben nur destilliertes Wasser oder 30%iger Alkohol gebraucht.

Die Färbung der Schnitte erfolgte nach verschiedenen Methoden. Nicht alle Farbstoffe jedoch tingieren die Kernbestandteile und die im Plasma liegenden Gebilde gleich gut; so z. B. eignen sich Heidenhains Hämatoxylin, sowie Weigerts Hämatoxylin (nach dem Rezept im Rawitzschen Lehrbuch der Mikroskopischen Technik, 1907, S. 200 bereitet) in ausgezeichneter Weise zur Färbung von ergastoplasmatischen Substanzen, Mitochondrien und Kernchromatin, nicht zur Untersuchung der Veränderungen in den Nukleolen, da sie dieselben gewöhnlich einförmig schwarz färben.

Die schönsten Bilder von Plasmastrukturen erhielt ich durch Färben

mit Heidenhains und Weigerts Hämatoxylin, indem ich die Präparate mit Orange, Eosin oder Lichtgrün nachfärbte. Die Färbmethoden von Benda (Alizarin, Kristallviolett) und Oppel (Methylgrün, Eosin, Säurefuchsin), die Färbung mit Toluidin wurden gleichfalls bei der Untersuchung der Plasmaelemente angewandt.

Zur Kontrolle, sowie zum Studium der im Kern stattfindenden Prozesse wurden die Präparate mit Lösungen von Hämatoxylin nach Böhmer, Ehrlich, Delafield, mit Safranin, unter Nachfärbung mit Eosin, Lichtgrün, Fuchsin oder Orange gefärbt. Beim Nachfärben mit Orange wurden der Lösung einige Tropfen Salzsäure hinzugefügt, um eine zu starke Ausspülung desselben im Wasser zu verhindern.

Die besten Ergebnisse, was die Färbung der Nukleolen anbelangt, gab mir eine Mischung von Wasserblau und Eosin ($^1/_4$%ige Lösungen), deren Verhältnis so gewählt werden muß, daß sich die Follikelzellen-Kerne noch stark blau färben.

Andere so gepriesene Zweifach- und Dreifach-Färbungen lieferten keine befriedigenden Resultate.

Um das Vorhandensein von fettigen Substanzen in Präparaten, die mit Chrommitteln behandelt wurden, nachzuweisen, färbte ich die Schnitte mit Sudan III, Scharlach R. oder Indophenol.

III. **Der Kern der jüngsten Oocyten.** (Synapsisstadium anderer Forscher.)

Die charakteristischen Veränderungen, welche der Kern der jüngsten Keimzellen durchmacht, fesseln die Aufmerksamkeit eines jeden Forschers, der die Entwicklung der Oocyten studiert.

Die Verfolgung dieser Stadien ist unumgänglich notwendig, wenn es sich darum handelt, die Morphologie des Oocytenkerns im Stadium des »großen Wachstums« zu verstehen, die frühesten, auch in normalen Keimstöcken anzutreffenden Stadien der Degeneration der Keimzellen festzustellen und endlich das Problem eines Zusammenhanges zwischen den Veränderungen im Kern und im Plasma zu lösen.

Da sich an die Veränderungen des Kernchromatins der jüngsten Keimzellen die im Kern der entstehenden Oocyten stattfindenden schließen und so eine kontinuierliche Kette bilden, so ist es angezeigt, in der Untersuchung dieser Prozesse auf die ersten Stadien der Entwicklung der Keimzellen, also zur Entstehung der Oocyten zurückzugehen.

Die Bildung der Oocyten, die im Chromatin ihrer Kerne stattfindenden Veränderungen, sowie die Entstehung der Nukleolen sind die wichtigsten Fragen, welche in der Entwicklungsgeschichte jeder Keimzelle berücksichtigt werden müssen.

a) **Die Entstehung der Oocyten und die Karyokinese.**

Die Entstehung der Keimzellen hat bereits reichhaltige Literatur gezeitigt. Ich verweise hier auf die einschlägigen Arbeiten, besonders auf die von Bouin (16) und Maréchal (73) und erinnere nur an die Streitfragen, welche Maréchal (a. a. O.) in seiner Arbeit über die Oogenese der Selachier erhoben hat, um sie beim *Triton* darzustellen.

1) Manche Forscher nehmen die Existenz der Keimzellen (cellules germinatives primitives nach Maréchal) noch vor der Bildung der Gonaden an. — Andere, welche ihre embryologischen Forschungen auf die bei den Wirbeltieren vorkommenden Prozesse gründen (wie Waldeyer und Pflüger), betrachten die ersten Gonocyten als differenzierte Zellen des Peritonealepithels oder eines gewissen, lokalisierten Teiles desselben.

Die Mehrzahl der Forscher nimmt die Entstehung der Gonocyten aus dem Keimepithel an.

2) Die zweite Streitfrage ist die Bildung der Gonocyten bei reifen Tieren. Nach einigen Forschern bildet sich die ganze Menge der Gonocyten gleich für das ganze Leben schon im Embryonalzustande, während andere eine fortwährende Neuentstehung der Keimzellen während der ganzen Lebensdauer des Tieres annehmen.

3) Die dritte Frage betrifft das Schicksal der schon existierenden Keimzellen, der sogenannten Nester. — Auch hier gehen die Ansichten der Forscher stark auseinander. So sollen die Oocyten durch Verschmelzung (»fusion«) der Zellen, aus welchen die Nester bestehen, zustande kommen, oder soll nur eine Zelle des Oogonialnestes sich entwickeln können, während andere degenerieren und jener zur Nahrung dienen, oder ihre Follikelzellen bilden: es soll endlich jede Oogonialzelle zu weiterer Entwicklung fähig sein, ohne daß eine Degeneration ihrer Nachbarzellen nötig wäre.

Die endgültige Entscheidung dieser Fragen durch Untersuchungen an reifen Tieren ist unmöglich; man müßte Versuche an Larven vornehmen und da würden sich vermutlich gewisse, recht bedeutende Unterschiede zwischen Larven und reifen Tieren ergeben. Da ich jedoch meine Untersuchungen auf Tiere beschränkte, welche das Larvenleben hinter sich haben, so getaltet sich die Sache schwierig, besonders in Anbetracht der in neuester Zeit immer mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnenden Anschauung, daß die Geschlechtszellen in ihren Anlagen nicht am Orte der künftigen Gonaden entstehen, sondern erst später durch Migration dorthin gelangen (Rubaschkin[1]), Fedorow (31), Tschaschin (107).

Keimzellen in jüngsten Stadien findet man beim *Triton* im Keimstock

---

[1]) Die Arbeit ist mir nicht bekannt.

während seiner ganzen Lebenszeit in kleinerer oder größerer Anzahl. Ich fand sie bei Tieren mit Oocyten von verschiedener Größe und sogar bei reifen Tieren, bei welchen sich eine gewisse Anzahl von Eiern schon im Eileiter befand.

Bei erwachsenen Tieren sind die jüngsten Stadien der Keimzellen als Zellen von deutlich epithelartigem Charakter erkennbar. Es sind Epithelzellen mit Kernen, die ihrem Aussehen nach ganz den Kernen der somatischen Zellen ähneln. Ihr Zellplasma ist so schwach entwickelt, daß es in vielen Fällen unmöglich ist, die Grenzen zwischen den Keimzellen zu unterscheiden.

Solche Zellen liegen inmitten der größten Eier einzeln oder in Gruppen; ich bezeichne sie mit Born (13), Maréchal (a. a. O.) und Jörgensen (51) als Nester, obwohl die Nester der Keimzellen vor allem für die schwanzlosen Lurche charakteristisch sind. Da jedoch die Keimzellen anfangs ein ganz ähnliches Aussehen haben, so behalte ich diese Bezeichnung. — In den Ansammlungen der Epithelzellen finden sich die künftigen Oocyten- und die Follikelzellen, doch ist es nicht gut möglich, sie an manchen Stellen solcher Nester, und besonders in sehr frühen Stadien voneinander zu unterscheiden.

Jörgensen (a. a. O.) nennt sie beim Proteus (Olm) »indifferente Zellen«; sie entsprechen gewiß bei den Reptilien den »petites cellules germinatives indifférentes« (Loyez, 67).

Aus solchen Zellen entstehen durch Umwandlungen der Kern- und Plasmastruktur die Oocyten und die künftigen Follikelzellen, daher ist ihre Herkunft eine gemeinschaftliche. Warum sich jedoch die einen so verändern, andere das ganze Leben hindurch in ihrer Entwicklung zurückbleiben, wissen wir nicht. Wahrscheinlich liegt die Ursache in einer uns unbekannten Eigenschaft ihres Kerns und Plasmas.

Jene »indifferenten Zellen« weisen nur schwach angedeutete Grenzen auf. — Jörgensen (a. a. O.) beschreibt beim Proteus das Syncytium, aus welchem sich erst später die Oogonien mit deutlichen Zellgrenzen nach Verlust des Nukleolus und nach Ansammlung des Chromatins differenzieren. — Beim Wassermolch sind diese Zellengrenzen lange Zeit hindurch nur schwach wahrnehmbar, und auch in späteren Stadien treten sie in jenen Nestern nicht immer deutlich hervor (Fig. 7, Taf. XXVIII). Die Tatsache, daß die Zellen wenig sichtbare Grenzen besitzen und daß es unter ihnen Bilder gibt, welche nach meiner Ansicht als Degenerationserscheinungen zu deuten sind, war der Grund, warum man sich die Entstehung der Oocyten durch Zusammenschluß jener Zellen erklärte (Goette, Knappe, Bataillon). Offenbar hatten diese Forscher indessen mit de-

generierenden Keimzellen zu tun (Fig. 34, 37, Taf. XXVIII), wo man Fragmentation des Kerns in immer kleinere Stücke sieht; diese können nun leichter absorbiert werden, doch ist in diesem Fall amitotische Teilung ausgeschlossen.

Von einer Verschmelzung (fusion) der Nachbarzellen beim *Triton* kann nicht die Rede sein, denn nichts spricht dafür, daß der Kern der Oocyten durch Zusammenfließen aus mehreren Kernen entstünde, da wir es sonst in den Nestern der jüngsten Keimzellen sehen müßten. Leider habe ich Bilder, welche diese Annahme bestätigen, nicht gefunden. Kern und Plasma wachsen in dieser Zeit nur ganz unwesentlich, und doch müßte die Zunahme recht groß sein, wenn wir es mit einer Verschmelzung der Zellen zu tun hätten. — Ein ausgeprägtes Wachstum des Kernes in diesem Stadium kann man nur in degenerierenden Zellen wahrnehmen, wo es durch vorzeitig eintretenden starken Stoffwechsel hervorgerufen wird. Als Beweis hierfür kann jene Unmasse von lipoidalen im Plasma solcher Zellen auftretenden Körnern dienen.

Alle Zellen der Nester sind entwicklungsfähig. — Ein Teil derselben erliegt der Degeneration, wenn auch nicht in der Regel. Der andere Teil entwickelt sich, zum Teil auf Kosten der ersteren, was auch King (56) und Jörgensen (a. a. O.) vermuten, ohne sich naturgemäß auf diese Quelle der Ernährung zu beschränken. — Es gibt ja nicht in allen Nestern degenerierende Zellen, ja man findet ganze Nester, in welchen keine Zelle irgendwelche pathologische Erscheinungen aufweist. Es kann daher nicht als Norm gelten, daß sich die Keimzellen aus dem Stoff absterbender Nachbarzellen aufbauen. Dagegen gibt es Nester, in denen alle Zellen degenerieren, so daß normale gänzlich fehlen.

Die Art der Entwicklung der Oocyten durch Verschmelzung der Nachbarzellen schließt auch Maréchal (a. a. O.) bei den Selachiern aus, indem er sagt: »Les oocytes sont le produit de la différenciation individuelle des ovogénies ... chaque ovogénie est apte en principe à se différencier, mais un certain nombre entre elles dégénère par une cause, que nous ignorons, sans que l'on puisse considérer ce fait comme général et régulier.«

Das Zusammenfließen der Zellen schließen gleichfalls aus: Bouin (a. a. O.) beim Frosch, Jörgensen (a. a. O.) beim Olm. — Dustin (28, 29) sieht geradezu eine Veränderung der Peritonealzellen in Gonocyten.

Die Entwicklung der Keimzellen ist mit den Veränderungen jener epithelartigen Nesterzellen »indifferente Zellen« Jörgensens (a. a. O.) verbunden.

Diese jüngsten Keimzellen teilen sich weder durch Amitose noch durch

Mitose. Amitosen ähnliche Bilder findet man bei Degeneration der Oocyten (Fig. 33, 34, Taf. XXVIII), Mitosen dagegen fehlen in diesem Stadium. In dem so umfangreichen von mir untersuchten Material fand ich kaum einige Mitosen und auch diese nur in Eiern, welche auf einer höheren Entwicklungsstufe standen (Oocyten). Die Umwandlung indifferenter Zellen in Oocyten erfordert keine Mitosen, sondern es findet hier ein Prozeß ohne Karyokinese statt.

Jörgensen (a. a. O.) nimmt beim Olm (Proteus) gleichfalls eine Umwandlung der »indifferenten Zellen« in Follikel- und Oogonialzellen an, doch soll nach ihm in solchen Zellen in ihrer weiteren Entwicklung eine Teilung stattfinden, was ich beim *Triton* nicht immer bestätigen konnte. Ich bemerke jedoch, daß auch Jörgensen (a. a. O.) beim Proteus die Tatsache konstatiert, daß mitotische Teilungen zu den Seltenheiten gehören. »Bei der Seltenheit dieser Teilungsbilder ist es jedoch möglich, daß mir die letzten Nachzügler schubweise erfolgender Vermehrungsteilungen zu Gesicht gekommen sind.«

Unter den Möglichkeiten, welche Maréchal (a. a. O.) bei den Selachiern von der Entstehung der Keimzellen anführt, sagt er, es sei nicht ausgeschlossen, daß sich die Keimzelle ohne Mitose aus der Zelle des Keimepithels differenzieren könne. Dieser Forscher äußert sich über Waldeyer (119) wie folgt: »Mais il ne prétend nullement, que la différenciation d'un »Urei« débute toujours par une division d'une cellule de l'épithelium germinatif. Cette différenciation peut se faire directement sans interposition d'une mitose.«

Es sei noch an die Untersuchungen Vejdovskys (118) erinnert. Bei den Insekten findet dieser Autor die Differenzierung des sogenannten Leptotänstadiums des Kerns ohne Anteil von Mitose.

Jene zu den Seltenheiten gehörenden Mitosen können nicht als Regel für die Entstehung so vieler Zellennester, die ich untersucht habe, gelten. Wenn selbst bei Larven von *Triton* (Abramowicz, 1) während der Anlage der Keimdrüse die Zahl der Genitalzellen zu gewissen Zeiten stark steigt und die Karyokinese selten vorkommt, wenn ferner bei Embryonen, wie auch bei reifen Tieren die Degeneration der Oocyten eintritt und eine Abnahme der Zahl der Geschlechtszellen trotz dieser Zerstörung nicht zu bemerken ist, muß man die Vermehrung der Genitalzellen nicht unbedingt durch Mitosen erklären, vielmehr wird man annehmen müssen, daß die Oocyten durch Umwandlung der epithelartigen Zellen (»indifferente Zellen«) entstehen. — Diese Beobachtungen finden ihre Stütze in den Untersuchungen von Dustin (a. a. O.) und Abramowicz (a. a. O.), die einen Übergang der Peritonealzellen, mithin der Epithel-

zellen in Genitalzellen, annehmen. (Nach ABRAMOWICZ »sekundäre Genitalzellen«.)

Es entsteht nur die Frage, in welchem Zeitpunkte die Scheidung der Nesterzellen in sog. »indifferente Zellen« und in »Oocyten« eintritt? Die Mehrzahl der Forscher ist der Ansicht, daß das Ende der Vermehrungsperiode der Oogonien die Grenzscheide bildet, so daß wir von nun an schon mit den Oocyten zu tun haben.

Beim erwachsenen *Triton* kann die Mitose kein solches Kriterium sein, man muß vielmehr als Grenzen jene Stadien betrachten, in welchen sich der Kern der Keimzelle beim ersten Anblick durch sein bläschenartiges Aussehen von den Follikelzellen (Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. XXVIII) und anderen Epithelzellen unterscheidet. In solchen Stadien sind die Kerne der Follikelzellen (Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. XXVIII) länglich und ihr Karyoplasma zeigt eine geringere Affinität zu saueren Farbstoffen als bei den Oocytenkernen. In den oben vorgeführten Abbildungen haben wir daher Zellen vor uns, welche das Stadium der »indifferenten Zellen« überschritten haben und schon differenziert sind.

MEVES (75) betrachtet im Gegensatz zu BORN (a. a. O.) solche Zellen auch schon als Oocyten.

Wie erwähnt, findet man (bei erwachsenen Tritonen) keine Mitosen beim Übergang der »indifferenten Zellen« in Oocyten und die Bilder mitotischer Teilungen sind unter den Oocyten nur sporadisch anzutreffen; kaum einige in dem ganzen von mir durchgesehenen Material. In einem Fall sah ich sogar eine bereits eingetretene Teilung des Plasmas (Fig. 30, Taf. XXVIII). Im Stadium des Knäuels (Fig. 29, Taf. XXVIII) wird die Kernmembran undeutlich. Nukleolen gibt es nicht. — Weitere Stadien der Karyokinese fehlen gewiß nur wegen der großen Seltenheit dieser Erscheinung, so daß ich nicht weiß, was mit dem Plasma und mit dem Kern geschieht. — Auch die weiteren Chromatinveränderungen in den Kernen der Oocyten erfordern ihr Vorhandensein als Übergangsstadium nicht, und in dieser Hinsicht kann ich den Beobachtungen JÖRGENSENS nicht beistimmen. — JÖRGENSEN (a. a. O.) fand beim Proteus die der Mitose folgenden Stadien ebensowenig und gründet die von ihm aufgestellte Aufeinanderfolge der Bilder auf die Forschungen BOUINS (a. a. O.), LAMS (62) und KINGS (a. a. O.), jedoch meiner Ansicht nach mit Unrecht, da diese Forschungen an anderen Tieren und noch dazu an Tieren im Larvenzustand unternommen wurden, wo dieser Prozeß anders vor sich gehen kann.

b) Die Chromatinveränderungen in den Oocyten.

In den Kernen von Oocyten, wie sie auf oben mitgeteilte Weise entstehen, verlaufen charakteristische Chromatinveränderungen.

Ehe ich aber zur Darstellung meiner eigenen Befunde übergehe, will ich hier, um den Leser über das Thema zu orientieren, einen kurzen geschichtlichen Überblick vorausschicken.

Wie bekannt hat Winiwarter als erster genau die Aufeinanderfolge der Chromatinveränderungen im Kern des Säugetier-Oocyten von den jüngsten Stadien der Entwicklung an beschrieben und die einzelnen Stadien mit bestimmten Benennungen bezeichnet. Seinem Beispiele folgend, suchten alle Forscher, die sich mit der Morphologie des Kernchromatins jüngster Keimzellen beschäftigten, dieselben oder ähnliche Stadien bei Tieren, die zu verschiedenen Gruppensystemen gehören, und gründeten darauf Schlüsse von mehr allgemeiner Natur. Da die von Winiwarter gebrauchten und von Grégoire vervollständigten Benennungen allgemein angenommen wurden, so will ich sie kurz erwähnen.

Winiwarter (123) unterscheidet Kerne mit Chromatinklumpen, »noyaux protobroques a et b«. Durch das Auftreten des Reticulums verwandeln sie sich in »noyaux deuterobroques«, welche dann in Kerne mit dünnen Fäden »leptotènes« übergehen. Da sich nun das Chromatin stark zusammenballt, entstehen die Kerne »synaptènes e« (noyaux à grumeau) und »synaptènes f«; aus diesen leitet der Forscher genetisch die »pachytènes« (à gros cordon) ab und weiter die Kerne mit doppelten Faden »diplotènes« (strepsitènes) und die netzartigen (dictyès).

Es gibt, wie es scheint, kein zweites Gebiet der Cytologie, das eine reichhaltigere polemische Literatur besäße, als eben die Stadien der Oocytenkerne; das nimmt uns nicht Wunder, da doch der Kern nach der Ansicht vieler Forscher der Vererbungsträger ist, und die Erbeigenschaften in den Chromosomen untergebracht sein sollen. Daher hat das Schicksal dieser Träger die Gelehrten seit jeher beschäftigt und ihnen auch vielfach Anregung zu theoretischen Betrachtungen und Erklärungen gegeben.

Auch ist die Reihenfolge der Entwicklungsbilder nicht bei allen Tieren die gleiche. Bei vielen Forschern bildet aber das Reticulum den Ausgangspunkt für die weiteren Veränderungen des Kern-Chromatins (Rabl 89; Meves, a. a. O.; Bonnevie, 12; Loyez, a. a. O.; Maréchal, 72, 73; Grégoire, 39; Deton, 22; Debaissieux, 21).

Die hierauf entstehenden dünnen Fäden des Leptotänstadiums liefern eine Anzahl von Chromosomen, welche durch Einandernäherung (»Leptozygotenkerne«, Deton, a. a. O.) und durch Bildung von Pachytänkernen

auf die Hälfte reduziert erscheinen. Diese Reduktion findet nach der Ansicht mancher Forscher in den »Synaptenkernen« statt (Winiwarter, a. a. O.; Janssens, 48), obwohl nach Vejdowsky (a. a. O.) dieses Stadium nicht durchaus nötig ist.

Aber auch das Leptotänstadium kann fehlen; Debaissieux (a. a. O.) fand es beim *Dytiscus* nicht.

Die jüngsten Stadien der Oocyten vom *Triton* wurden, was die Struktur der Kerne anbelangt, bis jetzt ziemlich stiefmütterlich behandelt. Ich kenne folgende Arbeiten, welche den Keimstock des Wassermolchs behandeln: von Benda (9), Iwakawa (47), Lubosch (a. a. O.), Carnoy und Lebrun (a. a. O.), Born (a. a. O.), Janssens (a. a. O.) und Dustin (a. a. O.).

Benda (a. a. O.) interessiert sich nur für die Veränderungen im Plasma, Lubosch (a. a. O.) hauptsächlich für die im älteren Kerne stattfindenden. — Über die Struktur des Kernes findet man in der Arbeit Iwakawas (a. a. O.) keine Angaben. Carnoy und Lebrun (a. a. O.) beginnen ihre Untersuchungen mit dem Zeitpunkte, wo im Kern der Faden (»filament primitif«) bereits vorhanden ist. Dieser Faden unterliegt in weiterer Entwicklung der Auflösung (»résolution«). Born (a. a. O.) beschreibt einen Ruhezustand des Kerns, in welchem zarte Fäden das Gerüst bilden. Das Urei geht in dem Augenblick in das Ei über, wo der Kern die besondere, der Mitose ganz ähnliche, Struktur annimmt. Es ist das Stadium eines grobfädigen Knäuels, welcher sich bald in einen lockeren, dünnfädigen verwandelt. Im weiteren rücken die Chromatinfäden immer weiter auseinander, werden immer feiner, so daß schließlich nur hie und da allerfeinste Fädchen zurückbleiben, bis endlich diese verschwinden. Hierauf sieht man die die Fäden früher umgebenden Körnerhöfe als wolkenartige Züge das Innere des Keimbläschens durchziehen. Janssens (a. a. O.) allein beschränkt sich auf eine kurze Notiz ohne Zeichnungen, in welcher Reihenfolge die Entwicklungsstadien des Kernchromatins der Oocyten im Keimstock des Wassermolchs verlaufen. Es soll nach der Telophase der Teilung der Oogonien und dem Stadium des Knäuels, dessen Bedeutung unbekannt ist, das Synapsisstadium erfolgen, in welchem nach ihm die Reduktion der Chromosomen stattfindet. Dann kommt das Bukettstadium und die Längsteilung der Chromosomen, von welchen 12 Paar während der ganzen Entwicklung des Eies erhalten bleiben und keinen Zusammenhang mit den Nukleolen aufweisen (im Gegensatz zu Carnoy und Lebrun, a. a. O.).

Die Arbeit Dustins (a. a. O.) betrifft nur die Histogenese, und es fehlen alle cytologischen Einzelheiten.

Das ist kurz alles, was ich in der Literatur über die jüngsten Stadien der Keimzellen des Wassermolchs gefunden habe.

Wie gesagt, haben die Kerne der jüngsten Oocyten das Aussehen eines Bläschens. Die Chromatinkörnchen liegen gewöhnlich an der Peripherie des Kerns, wiewohl man in der Mitte solcher Kerne oft Chromatinbrocken von unregelmäßigen Konturen finden kann (Fig. 5, 6, 7, Taf. XXVIII). Die unregelmäßigen Chromatinklumpen befinden sich in der achromatischen Substanz, welche neben dem Karyoplasma den eigentlichen Bestandteil des Kernes bilden. — Die Kerne dieser Zellen sind rund im Gegensatz zu den lappenförmigen Kernen der degenerierenden Oocyten.

In manchen Kernen erscheint ein zartes Reticulum (Fig. 1, Taf. XXVIII); auf demselben erscheinen immer größere Chromatinbrocken, welche in regelmäßiger Weise zu dicken Fäden dem sog. Spirem anderer Forscher zusammenfließen. Wir haben es jedoch hier nicht mit einem zur Karyokinese führenden Knäuel zu tun. — Solche Kerne sind ohne Übergangsstadium von Synapsis, sondern geradezu durch Umwandlung der Kerne, welche den »deuterobroques«-Kernen Winiwartes (a. a. O.) entsprechen, entstanden. — Ein solcher Kern mit dicken Chromosomenfäden (spirème épais, pachynema) heißt Pachytänkern (Fig. 4 und 8, Taf. XXVIII). — Die dicken Fäden zeigen anfangs fast glatte Konturen.

Nicht alle Zellen, die nebeneinander liegen, haben ein gleiches Aussehen. In manchen beginnt sich immer deutlicher ein Reticulum zu zeigen, welches den ganzen Kern ausfüllt (Fig. 1, Taf. XXVIII); es entsteht aus jenen unregelmäßigen Chromatinmassen, welche im ganzen Kern zerstreut lagen. Man hat es hier gewiß mit Erscheinungen zu tun, für welche Vejdowsky (a. a. O.) ein Bersten des Linins und daher auch das Sichtbarwerden der Chromonemen annimmt. Ob jedoch jenes Reticulum, welches die Unterlage für die entstehenden Chromosomen bildet, in den folgenden Stadien mit den Chromonemen etwas gemein hat, ist schwer zu entscheiden. Ein diesbezügliches Bild sehen wir an Fig. 1, Taf. XXVIII; in solchen Kernen können sich sogar Nukleolen befinden (Fig. 2, Taf. XXVIII).

Das Stadium des Reticulums selbst im Kern dauert nur kurze Zeit. Einige Zellen degenerieren, ohne daß sich eine größere Menge von Basichromatin auf dem Reticulum in Gestalt von Chromosomen bildet, worauf ich noch zurückkommen werde. In anderen sehen wir wieder, daß sich Chromosomen bilden bei gleichzeitigem Schwinden jenes Reticulums.

Auf einem solchen Reticulum bildet sich das Chromatin offenbar unter Beteiligung jenes Achromatinnetzes. Die entstehenden Chromosomen lassen sich anfänglich nur schwach erkennen, später werden sie dicker, was endlich zum Entstehen des Bukettstadiums führt.

Die oben angeführten Veränderungen werden der Reihenfolge nach an den Fig. 9, 10, 11, Taf. XXVIII veranschaulicht.

Fig. 9, Taf. XXVIII stellt das zarte Reticulum des Kernes vor, von dem ein Teil zugunsten der sich bildenden Chromosomen verschwindet. Diese können aus zarten Körnchen zusammengesetzt sein, die so klein sind, daß das Ganze zu einem Faden ausgezogen erscheint. In diesem Stadium kann man schon von einem deutlichen Chromatinnetz sprechen, denn es färbt sich basisch und die Färbung mit Methylgrün bei Benutzung von Oppels Mischung zeigt einen bedeutenden Gehalt von Nuklein.

Das oben besprochene Stadium muß ich als Leptotänstadium bezeichnen, denn es entspricht vollkommen dem von Grégoire (a. a. O.) in Fig. 24 dargestellten Stadium bei *Osmunda regalis*, wo wir ebenfalls schon in diesem Stadium nach einer Seite hin orientierte Fäden (Chromosomen) sehen.

Nach der Ansicht Grégoires (a. a. O.) soll eine solche Erscheinung dem »spirem épais« vorangehen, welcher durch »accolement de filaments minces deux à deux« entsteht, ohne daß sie gänzlich ineinander fließen. Die Analogie ist um so schlagender, als bei »Osmunda« dieses Stadium durch »transformation du réseau nucléaire« entsteht. — Trotz zahlreicher Bilder und gewissenhafter Durchsicht der Präparate fand ich in diesen Stadien keine Kerne, bei welchen ich die Verbindung der Chromosomen zu je zwei verfolgen könnte; ich sehe vielmehr, daß sie immer in einer gewissen Entfernung voneinander liegen und durch beständige Vermehrung des Chromatins dicker werden.

Solche dicker werdende polarwärts orientierte Chromosomen, wie sie Fig. 9, Taf. XXVIII zeigt, sehen wir auch in Fig. 10, Taf. XXVIII; hier können wir noch Spuren jenes Reticulums unterscheiden, während es in den folgenden Stadien fast vollkommen zugunsten der dicken Chromosomen verschwindet. So entsteht das »Bukettstadium«, welches nichts anderes ist, als »Pachytänstadium«, aber mit charakteristischer Polarlage der Chromosomen (Fig. 11, Taf. XXVIII).

Schon im Leptotänstadium ist die sich andeutende Polarlage der Chromosomen, wie man sie auch im Bukettstadium wiederfindet, durchaus nicht Regel. Denn die dünnen Fäden bilden oft gleichsam einen Knäuel, welcher auch gedrängter erscheinen kann und dann ein typisches Bild von Synapsisstadium gibt. Man muß es jedoch von dem Stadium mit pyknotischen Kernen in degenerierenden Oocyten unterscheiden, wo die Chromatinfäden sich dicht zusammenballen und der Zerfall des Kernes eintritt. — Mit solchen Bildern hatte offenbar Janssens (a. a. O.) zu tun, wenn er ein Stadium des zarten Knäuels von unaufgeklärter Bedeutung

annimmt, und wenn er auf dasselbe das Synapsisstadium folgen läßt, in welchem die angebliche Reduktion der Chromosomen erfolgen müßte.

Wie die Polarlage der Chromosomen des Leptotänstadiums ist auch die polare Lage derselben im Pachytänstadium (Bukettstadium) nicht immer vorhanden und wenn eine solche Polarität selbst sehr deutlich akzentuiert ist (Fig. 2, Taf. XXVIII), sieht man niemals eine Retraktion der Chromosomen in Gestalt einer dichten, unförmigen Masse, da die Fäden immer sichtbar sind. Die Bilder vollständigen Zusammenballens des Chromatins zu einer formlosen Masse und die Erscheinungen des Übergangsstadiums sind meiner Ansicht nach pyknotisch degenerierende oder schlecht fixierte Kerne (Fig. 4, 41, Taf. XXVIII u. XXIX).

So ist das Bukettstadium nicht durch Zusammenballung, sondern durch polare Orientierung der Chromosomen charakterisiert. Ähnliche Verhältnisse finden wir z. B. auch bei den Selachiern, bei welchen Maréchal (a. a. O.) als Kulminationspunkt der Synapsis das Bukettstadium betrachtet.

Die Polarität des Pachytänstadiums (Bukettstadium) scheint nicht unbedingt notwendig zu sein, und zwar nicht nur beim Wassermolch, sondern auch bei anderen Tieren, wie man es den Arbeiten anderer Forscher entnehmen kann.

Diese polare Orientierung der Chromosomen der Pachytänkerne (Bukettstadium) kann mehr (Fig. 2, 11, 12, 13, Taf. XXVIII) oder weniger auffallend sein oder auch fehlen. Ist die Polarität deutlich ausgeprägt, so scheinen die Chromosomen von einem Pol des Kerns herauszukommen und an den freien Enden pastoralähnliche Krümmungen zu bilden (Fig. 11, 12, 13, Taf. XXVIII). — Wir haben es also offenbar nicht mit einem ununterbrochenen Faden »boyau primitif continu«, wie Carnoy sagt, zu tun. Übrigens sehe ich Chromosomen, welche bei der Kernmembran ohne Umbiegung endigen. — Daß man es hier in vielen Fällen mit einer Polarlage und nicht mit schrägen Durchschnitten zu tun hat, beweisen Querschnitte der Chromosomen (Fig. 17, Taf. XXVIII), wobei wir ein Bild unregelmäßiger, im ganzen Kern verteilter Chromatinklumpen erhalten. An solchen Bildern ist es mir nicht gelungen die Zahl der Chromosomen zu berechnen, denn einmal ist es sehr schwer solche Bilder zu erhalten und dann kann eine und dieselbe Schlinge zweimal durchschnitten sein, wenn sie eine Umbiegung macht.

Obwohl schräg geführte Schnitte in vielen Fällen die Entscheidung erschweren, ob denn die Chromosomen polar gelagert sind, findet man, wie es die Serienschnitte lehren, typische Pachytänkerne, die ohne Polarität sind. Diese sehen in der Tat manchmal knäuelartig (Fig. 3, 4, 15,

Taf. XXVIII) und karyokinesenähnlich aus, doch haben diese Knäuel bei reifen Tieren (Lurchen) mit der Teilung der Zelle nichts gemein. Dafür sprechen meine Beobachtungen und die Untersuchungen Carnoys und Lebruns (a. a. O.) und Borns (a. a. O.), die sich speziell mit der Struktur der Kerne von Amphibien befassen. Sie beschreiben die weiteren Schicksale des dicken Fadens, erwähnen jedoch nichts von der Teilung der Zellen, wie es bei der Mitose der Fall wäre.

Die Ähnlichkeit jenes Knäuels mit dem Knäuel der Mitose liegt darin, daß seine Fäden regelmäßige Konturen aufweisen können, obwohl solche Bilder zu den Seltenheiten gehören (Fig. 4, 8, Taf. XXVIII). Gewöhnlich haben die Chromosomen der Pachytänkerne ein knorriges Aussehen (Fig. 16, Taf. XXVIII), wodurch sie sich von den Chromosomen des Mitosenknäuels unterscheiden (Fig. 29, Taf. XXVIII).

Das Vorhandensein der Anlagen der Nukleolen in den Kernen dieser Stadien wäre der zweite Unterschied von einer normalen Mitose.

Im Pachytänstadium erreichen die Chromosomen das Maximum ihrer Dicke während des ganzen Verlaufes der Entwicklung normaler Oocyten. Die Chromosomen können längere Zeit in demselben Stadium verbleiben.

Jedes Chromosom ist in diesen Stadien aus einer ganzen Reihe von chromatophilen Stückchen (Chromatinknoten), die durch eine sich weniger färbende Substanz verbunden sind. zusammengesetzt. — In späteren Stadien tritt dies noch mehr hervor. — Manche von den Chromatinknoten sehen wie Ringe, die innen hohl sind, aus (Fig. 18, Taf. XXVIII). — Vejdovsky (a. a. O.) erklärt solche Bilder durch den Bau der Chromosomen, deren Inneres von Linin ausgefüllt und von einer Chromatinspirale (Chromonema) umgeben ist. — Einen solchen Bau der Chromosomen konnte ich an meinen Präparaten nicht wahrnehmen. — Meiner Ansicht nach erscheinen solche Bilder schon in den Kernen älterer Oocyten.

Wenn die Chromosomen durch Wachstum des Chromatins das Maximum ihrer Stärke erreicht haben, beginnen sie immer größeren desorganischen Veränderungen anheimzufallen (»Auflösung«, »Zerstäubung«, »feine Verteilung des Chromatins«, »Abbau«, »pulvérisation«, »decondensation«, »dechromatisation«, »disparition«, »deconcentration des structures chromatiques« anderer Forscher), ihre Konturen werden immer unregelmäßiger (Fig. 20, Taf. XXVIII). Einzelne Chromatinknoten halten sich anfangs beisammen; wenn sie sich voneinander entfernen, treten in manchen Stückchen Spalten hervor. Das Chromatin des Kernes befindet sich im Stadium der Desorganisation. Die basophile Substanz des Chromatins geht in eine saure Substanz (achromatische Substanz) über.

Ein Bild vollständiger Desorganisation stellt die Fig. 45, Taf. XXIX

dar. Außer den Nukleolen und einigen Stückchen übriggebliebener Chromosomen ist keine basophile Substanz in organisierter Form in den Kernen dieser Stadien zu sehen. Den ganzen Kern füllen das Karyoplasma und die Nukleolen aus. Ein solcher Kern zeigt viel ähnliches mit den Kernen, welche man in früheren Stadien findet und welche in ihrer weiteren Entwicklung der Degeneration unterliegen (Fig. 31, Taf. XXVIII), was weiter beschrieben wird.

Die Desorganisation der Chromosomen kann nach zwei Typen erfolgen.

Nach dem ersten Typus zerfallen sie direkt in Körner, so daß diese den ganzen Kern ausfüllen, was zu einem Kern, welchen Carnoy (a. a. O.) »résolution en magma« nennt, führt. — In solchen Kernen erhalten sich die ursprünglichen Fäden der Chromosomen (Fig. 23, Taf. XXVIII) längere Zeit, ohne vorher einer Spaltung zu unterliegen. Doppelte Fäden habe ich in diesen Kernen nie gesehen. Daher stößt die Theorie der Längsteilung oder des Auseinandertretens der kopulierten oder konjugierten Fäden der Pachytänkerne im Stadium des sogenannten »magma« auf bedeutende Schwierigkeiten; Carnoy und Lebrun (a. a. O.), welche die »résolution« des ununterbrochenen Fadens (»boyau primitif«) zuerst beschreiben (»en magma primaire«), erwähnen die Spaltung nicht. Ich sehe es in den Kernen, welche einem solchen Schicksal unterliegen, auch nicht, trotzdem mir zahlreiche Übergangsbilder vorliegen.

Ich muß bemerken, daß in Keimstöcken, in welchen ich »magma« traf, die Desorganisation fast ausschließlich nach diesem Typus erfolgte.

Wie schon früher erwähnt wurde, können die Chromatinfäden längere Zeit während des Abbaus des Chromatins (Desorganisation) ihr ursprüngliches Aussehen bewahren; man kann dies gut beobachten. Es genügt ein Blick auf Fig. 20 u. 22, Taf. XXVIII. Beide Zeichnungen sind in gleicher Vergrößerung ausgeführt und doch behalten auf Fig. 22, Taf. XXVIII die Chromosomen trotz bedeutender Zellenvergrößerung das Aussehen, wie es Fig. 16, Taf. XXVIII zeigt, während in Fig. 20, Taf. XXVIII trotz des kleineren Umfanges der Zelle das Chromatin schon der Desorganisation unterliegt. — Es kann sein, daß die in Rede stehenden Zellen in gleichem Alter stehen, und vielleicht ist der bedeutende Unterschied in der Größe die Ursache bedeutender individueller Schwankungen in der Größe der Oocyten. — Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß der Grund hierfür auch in dem verschiedenen Tempo der Veränderungen liegt; manche Zellen durchlaufen gewisse Stadien rascher als andere. — Wenn man jedoch beachtet, daß in jenen Stadien, die zur Bildung von »Magma« führen, längere Zeit hin-

durch jene ursprünglichen dicken Chromosomen des Bukettstadiums im Vergleich zu ihrem raschen Verschwinden in den »Dictyés-Kernen« erhalten bleiben, scheint die Annahme eines längeren Tempos der Chromatinveränderungen solcher Kerne vollkommen richtig zu sein. — Diese Erklärung kann nur durch die minimalen Veränderungen des Kernchromatins im Vergleich zu der Größe des Kerns bewiesen werden.

Dagegen wäre der zweite Desorganisationstypus als Ausdruck eines kürzeren Tempos der Chromatinveränderungen aufzufassen.

Bei der Desorganisation des Chromatins nach dem zweiten Typus unterliegen die Chromosomen einer Spaltung in dünne Fäden durch Entstehung von Spalten in dicken Fäden. — Ich sehe gewöhnlich nur einzelne Segmente, die einer solchen Längsteilung unterliegen, niemals teilen sich alle Fäden gleichzeitig oder in ihrer ganzen Länge. Man hat es hier nicht mit Krümmungen zu tun, auch nicht mit Kreuzungen (»une torsion«), wie es Loyez (a. a. O.) bei den Reptilien beobachtet; ich bemerke vielmehr, daß die durch Teilung entstandenen Fäden in einer Ebene liegen und dünner als der ursprüngliche Chromosomfaden sind. Ob sie jedoch zweimal so dünn als der ursprüngliche Faden sind, ist oft schwer zu entscheiden; es kann dies auch vom Durchschnitt abhängig sein.

Die Fig. 24, Taf. XXVIII zeigt eine sehr schöne Längsspaltung der Chromosomfäden; so schöne Bilder gehören indessen zu Seltenheiten. — Die Fäden sind dünner als die des Pachynemas; sie liegen in einer sich mit sauren Farbstoffen färbenden Substanz und entsprechen wahrscheinlich den Chromonemen Vejdovskys. Eine Spirallage derselben habe ich nie gefunden; ich sah sie immer in einer Ebene liegen.

An Fig. 25, Taf. XXVIII sind Segmente von Chromosomen von der verschiedensten Dicke; manche Stellen zeigen ganz deutlich ihre Längsteilung. Durch den Spaltungsprozeß nimmt das Chromatin die Gestalt von dünnen Fäden an und füllt selten den ganzen Kern aus, wie wir in Fig. 26, Taf. XXVIII sehen, wo man sogar bis zu einem gewissen Grade die ursprüngliche Polarlage beobachten kann[1]).

Mit dem Augenblick der Desorganisation des Chromatins beginnt das deutliche Wachstum des Kerns. Die dünnen Fäden entfernen sich voneinander, werden unregelmäßiger und weniger sichtbar (Fig. 27, 43, 44, Taf. XXVIII u. XXIX) und können endlich fast ganz verschwinden (Fig. 45, Taf. XXIX), indem nur Spuren von ihnen in Form von kleinen Fäden zurückbleiben. Sie können jedoch auch länger erhalten bleiben,

[1]) Carnoy beschreibt vier Typen der »résolution« des ursprünglichen Fadens (»filament primitif«).

dünner werden, sich allmählich in Lampenbürsten verwandeln, deren Anlage wir in Fig. 28, Taf. XXVIII sehen[1]).

Die Desorganisation der chromatischen Substanz steht mit der Veränderung ihrer chemischen Eigenschaft in Zusammenhang. Beim Färben mit OPPELS Mischungen beginnen sich die Chromosomen, welche im Bukett- und Pachytenstadium gierig Methylgrün einsogen, mit Fuchsin zu färben, und zwar im Augenblick der Desorganisation. Mit Methylgrün färben sich nur einzelne Partien, jene »disques« von GRÉGOIRE, aber auch diese verändern bald ihren Chemismus. — Es ist dies mit dem Verlust von Nukleinsäure verbunden, darum hören die Chromosomen auf, sich mit basischen Farbstoffen zu färben. Dieselben Resultate gibt Toluidinblau und Orange, sowie eine Mischung von Wasserblau und Eosin.

Die oben beschriebenen Chromatinveränderungen stehen mit der Bildung von Nukleolen im Zusammenhang, deshalb werde ich mich jetzt mit der Frage der Entstehung der Nukleolen beschäftigen.

c) Die Bildung der Nukleolen.

BORN (a. a. O.) kann nichts Bestimmtes über die Genese der Keimflecke sagen.

CARNOY und LEBRUN (a. a. O.) nehmen die Existenz primärer Nukleolen (»nucléoles primitifs«), sowie von Keimflecken zweiten und dritten Ranges an. »Nous appelons nucléoles primitifs les nucléoles aussi formés aux dépens d'une portion ou de la totalité de l'élément nucléinien primitif«. Die Nukleolen zweiten und dritten Ranges entstehen »à l'aide de granules de résolution d'élément intérieur«.

LUBOSCH (70 und 71) spricht vom Ablösen »besonderer Elemente« zum Zweck der Ernährung des Chromatins.

So stellt sich in geschichtlicher Entwicklung die Frage der Entstehung von Nukleolen im Keimstock des Tritons dar.

Mit dieser Frage beschäftigte man sich auch bei anderen Amphibien.

So bestätigt JÖRGENSEN (a. a. O.) in seiner Arbeit über den Proteus bis zu einem gewissen Grade nur die Forschungen CARNOYS und LEBRUNS (a. a. O.) mit dem Unterschiede, daß er nicht geradezu die Umwandlung der Chromatinstückchen in Nukleolen annimmt, sondern die Keimflecke als eine Degenerationserscheinung des Chromatins betrachtet. Der Forscher sagt wie folgt: »Sie leiten sich einmal als die besprochenen Degenerationsnukleolen von der Substanz der Chromosomen selbst ab, (aus dem

---

[1]) Diese Periode des Kerns, welche in dem auf Fig. 28 bezeichneten Stadium ihren Ursprung hat, gehört schon zur Periode des »ungeheueren Wachstums«.

abgeschmolzenen Chromatin der Chromatinschleifen); zum anderen aber entstehen sie — und dies ist bei weitem die Hauptmenge der Randnukleolen, neu an der Kernmembran in Gestalt von feinsten Kügelchen während des Stadiums der maximalen Chromatinzerstäubung«.

Aus meinen eigenen Beobachtungen hat sich herausgestellt, daß es beim *Triton* drei Modi des Entstehens der Nukleolen gibt.

Ein bedeutender Teil derselben entsteht nicht erst durch Zerfall (»seinder«) von »élément nucléinien«, wie es Carnoy (a. a. O.) behauptet, denn ihre ersten Anlagen sehe ich schon im Pachytänstadium als ganz kleine Kügelchen; es sind minimale Körner, welche an der Kernmembran liegen und in dieser Zeit nur sehr langsam wachsen, daher verbleiben sie sehr lange in jenem Stadium der ursprünglichen Anlage (Fig. 12, 13, 14, Taf. XXVIII). Diese an der Peripherie liegenden Körnchen als Nukleolen zu betrachten, dazu berechtigt mich der Umstand, daß sie, sowie die Nukleolen in künftigen Stadien in der Peripherie des Kernes liegen, was beim Oocyten vom *Triton* eben charakteristisch ist, sowie die Stadien, welche sie in ihrem Wachstum durchlaufen. Man sieht sie größer in Fig. 22, Taf. XXVIII, und wenn man einen Blick auf Fig. 23, 24, 25, Taf. XXVIII wirft, so wird man nicht zweifeln, daß man es mit Nukleolen zu tun hat.

Auf dem Höhepunkt der größten Entwicklung des Bukettstadiums sind jene Körner, die künftigen Nukleolen, nicht immer sichtbar. Offenbar begünstigt jene große Menge von Basichromatin dieses Stadiums das Wachstum der Nukleolen nicht. Dieses beginnt erst später, bei der Desorganisation der Chromosomen, wo eine bedeutende Anzahl derselben bei gleichzeitiger Veränderung des Chemismus des Kernes (Oxyphilie) entsteht. —

Diese Oxyphilie des Kerns steht im Zusammenhang mit der Bildung der Nukleolarsubstanz. [Dies kann man vor allem bei degenerierenden Kernen beobachten, wo die Kernsubstanzen sich besonders gierig mit sauren Farbstoffen färben und die Nukleolen in bedeutender Anzahl erscheinen.]

Es entsteht nun die Frage, woher jene winzigen Körnchen stammen, die sich später in Nukleolen verwandeln? Wir haben es hier mit einem Prozeß zu tun, wie ihn Vejdovsky (a. a. O.) beim Aphrophora beschreibt: »Von der Oberfläche der Chromosomen spaltet sich eine Unmenge anfangs punktförmiger, später größerer, tropfenartiger Nukleolen«. . . .

Die hier geschilderte Art der Nukleolenbildung scheint fast Regel zu sein; sie können sich aber auch gleich in bedeutender Menge bilden, und zwar im Augenblick der Desorganisation des Bukettstadiums, beim Abbau der Chromosomen. In Fig. 20, Taf. XXVIII sehen wir einzelne Chromatinknoten eines Chromosoms, die sich in Nukleolen verwandelt haben und

in der ursprünglichen Lage des Chromosoms verbleiben. Bald befreien sie sich jedoch aus dieser Abhängigkeit bei gleichzeitigem Wachsen, wie es Fig. 20, Taf. XXVIII rechts zeigt. Solche Erscheinungen sprechen ohne Zweifel für die Abstammung der Nukleolen von den Chromosomen. Dieser Prozeß greift nicht alle Chromosomen eines Kernes an, darum muß die »résolution intégrale en nucléoles primaires«, wie es Carnoy und Lebrun (a. a. O.) annehmen, abgelehnt werden.

Endlich eine dritte Art. — Nicht nur die direkte Umwandlung der Chromatinknoten eines Chromosoms gibt Nukleolen. (was beim Abbau der Chromatinfäden stattfindet). — Die Chromosomenschleifen können noch vor dem gänzlichen Abbau tropfenartig an ihren Enden anschwellen (Fig. 19, 21, Taf. XXVIII). Diese Anschwellungen schnüren sich von den Chromosomen ab und werden zu Nukleolen. — Man kann oft beobachten, daß beim Übergang des Chromosomenfadens in den Nukleolus an der Stelle, wo er an den sich bildenden Nukleolus grenzt, sich die chemische Beschaffenheit des Chromosoms ändert. Die chemische Veränderung tritt schon hervor beim Färben mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin. In solchen Präparaten sehen wir, wie das Chromosom in dem von dem Nukleolus entfernten Teil noch die basische Reaktion (starke blaue Färbung) zeigt; in dem Teil, welcher dem Nukleolus näher liegt, ist es mehr violett und dicht neben dem Nukleolus rot. Wir haben es hier mit einem »Degenerationsnukleolus« zu tun, von welchem Jörgensen beim Proteus spricht (Fig. 21, Taf. XXVIII).

Diese Bildung der Nukleolen aus Chromosomen nimmt auch Vejdovsky (a. a. O.) an, indem er die »Nukleolisation der Chromosomen« bei Aphrophora annimmt: »Nicht die Kernsubstanzen im allgemeinen, sondern nur die Chromosomen allein beteiligen sich an der Bildung des Nukleolus«; also im Sinne der Chromosomentheorie des Forschers und nicht der »Kernsekrettheorie« von Häcker.

Um die Abstammung der Nukleolen von den Chromosomen zu begründen, diene mir Fig. 19, Taf. XXVIII, wo die Chromosomen direkt an den Enden zu Nukleolen anschwellen, sowie auch das Entstehen der Nukleolen aus Chromatinsubstanz in den Speicheldrüsen des Chironomus, worauf sich auch Vejdovsky (a. a. O.) beruft, indem er sagt: »Die Chromosomen endigen hier in einer oder zwei großen Nukleolen in der Weise, daß das Chromosomende tief in die homogene Substanz der letzteren eingreift und sich hier scheinbar in dünnere, tropfenartig angeschwollene Auswüchse verzweigt.«

Gelei (33) nimmt auch den Anteil der Chromosomen bei der Nukleolenbildung an.

Die so entstandenen Nukleolen zeigen eine dichte Konsistenz, einförmige Färbung nach Eisen-Hämatoxylin von HEIDENHAIN, trotz längerer Differenzierung in 2%igem Eisen-Ammoniakalaun; sie entfärben sich nicht leicht, wenn auch schon die Follikelzellen anfangen blässer zu werden. Sie zeigen eine deutliche Affinität nicht nur zu HEIDENHAINS Hämatoxylin, sondern auch zu Safranin.

Die Vakuolen in den Nukleolen der jüngsten Keimzellen sind selten; die Zahl der Vakuolen in den Nukleolen wird erst in späteren Stadien größer. Die Vakuolisation greift dann schnell viele Keimflecken an. Auch die Zahl der Nukleolen wird bedeutend größer, was mit dem großen Wachstum der Oocyten und seinem Stoffwechsel im Zusammenhang steht.

Das Wachstum der Nukleolen kann durch Zusammenfließen der kleineren Nukleolarkügelchen mit den größeren vor sich gehen (Fig. 28, Taf. XXVIII). Man sieht oft, wie ein größerer Nukleolus von einem Kranz kleinerer (Fig. 28, Taf. XXVIII), von denen einige schon ihre Individualität eingebüßt haben, umgeben ist.

Nach der Zweifachfärbung mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin sind die einen Keimflecke von Wasserblau und die anderen von Eosin gefärbt. Jene den »Degenerations-Nukleolen« JÖRGENSENS (a. a. O.) entsprechende Keimflecke färben sich mit Eosin und jene, welche durch Zerfall der Chromosomen entstanden sind, weisen anfangs deutlich eine basische Reaktion auf. Diese letzteren färben sich nach der Mischung OPPELS mit Methylgrün, so wie die Chromosomen des Pachytänstadiums, was ebenfalls für ihre Abstammung von den Chromosomen spricht. Ihre gerundeten Konturen lassen sie uns jedoch auf den ersten Blick im Gegensatz zu den unregelmäßigen, chromatischen »disques« von dem Chromatin des Chromosoms unterscheiden.

Diese drei Arten der Nukleolenbildung lassen sich auch während der weiteren Entwicklung der Oocyten verfolgen, darum muß ich schon hier bemerken, daß die Einteilung der Nukleolen ersten, zweiten und dritten Ranges jeder Berechtigung entbehrt und der Wirklichkeit nicht entspricht.

Die Bildung einer bedeutenden Menge von Basichromatin, ihre Desorganisation und das Entstehen der Nukleolen, diese Etappen der Chromatinveränderungen habe ich bereits beschrieben. Es entsteht nur die Frage, welche Rolle das Pachytän- bzw. das Bukettstadium haben kann.

d) Die Bedeutung des Pachytän-Bukettstadiums.

Nach der Ansicht GRÉGOIRES (39, 40) und seiner Schule, »le spirème épais, bien que paraissant simple, est réellement formé de deux filaments entrelacés«, was durch eine Annäherung »rapprochement de deux filaments«

und »conjugaison« der Fäden in den »zygotènes«-Kernen erfolgt. — Es ist bis zu einem gewissen Grade eine Reduktion der Chromosomen (»pseudoréduction«, MARÉCHAL, a. a. O.). Das Vorhandensein dieser konjugierten Fäden läßt sich besonders in den späteren Entwicklungsstadien verfolgen, wenn ihre Trennung (écartement) erfolgt (diplonema). Es handelt sich demnach in den »diplotènes«-Kernen um »dédoublement longitudinale« und nicht um »division longitudinale«.

Andere Forscher nehmen ein gänzliches Zusammenfließen im Synapsisstadium (auch in Pachytänkernen möglich) und eine Amphimixis väterlicher und mütterlicher Chromosomen an.

VEJDOVSKY (a. a. O.) meint, daß gleichzeitig sowohl das Lininsubstrat als auch die Chromosomen verschmelzen und daraus Mixochromosomen entstehen.

WOLTERECK (124) und HERTWIG sehen in diesem ganzen Prozeß eine mißlungene Karyokinese (eine unterdrückte mitotische Teilung).

Fast die ganze Schule HERTWIGS hat die Ideen WOLTERECKS anerkannt, welcher schon im Jahre 1898, ohne theoretische Schlüsse zu ziehen, sagt: »Diese Mitose wird aber nicht durchgeführt. Die Synapsis ist nur ein Anlauf zu einer solchen.«

POPOFF (86) schließt die Konjugation der chromatischen Fäden in der Synapsis aus und deutet den ganzen Vorgang, welcher sich vom Leptotänstadium bis zu den pachytänen Kernen abspielt, »als allmähliche Verkürzung eines einheitlichen Fadens, der dementsprechend auch dicker wird«.

Was den Wassermolch betrifft, so ist eine Kopulation der Chromosomen, wenigstens für solche »pachytènes«-Kerne, welche direkt aus den »deuterobroques« ohne Anteil des Leptotänstadiums entstehen, ausgeschlossen. Während des Leptotänstadiums fand ich in dem von mir untersuchten Material keine Bilder, die mich zur Annahme einer Annäherung oder einer Kopulation der Chromosomen berechtigen könnten.

Jedoch trotz der Meinungsverschiedenheiten der Forscher, die sich mit diesen Kernstadien beschäftigen, konstatiere ich, indem ich ihre Forschungsergebnisse zusammenstelle, daß das Resultat bei allen Tieren und Pflanzen das gleiche ist; alle Forscher sahen Pachytänkerne ungeachtet der Verschiedenheit der Technik und des Materials.

Alles spricht nun dafür, daß wir es in diesem Stadium mit einem Prozeß zu tun haben, welcher, obwohl er nicht als Karyokinese betrachtet werden kann, doch trotz des veränderten Verlaufes das Resultat einer normalen Mitose erreicht. Dieses Resultat ist das Hervorbringen größerer Menge von Basichromatin.

Davon, daß das Pachytän-Bukettstadium in seiner Rolle (wie ein Vertretungsprozeß) der Karyokinese ähnlich ist, zeugen folgende Punkte:

1. Die bedeutende Vermehrung von Chromatin in »pachytènes«-Kernen gegenüber ihrer geringen Menge in den »deuterobroques«-Kernen, was bei jeder Mitose stattfindet.

2. Die chemischen Eigenschaften des Chromatins in jenen Kernstadien.

Aus meinen Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß das Chromatin der Chromosomen des Bukettstadiums sich nach der Mischung Oppels vollkommen mit Methylgrün färbt, im Gegensatz zu älteren oder degenerierenden Kernen. — In ähnlicher Weise färben sie sich mit Toluidinblau und Hämatoxylin im Gegensatz zu Kernen späterer Stadien; hier verläuft diese Reaktion in anderer Weise, wovon ebenfalls von Jörgensen angewandte Färbung mit Safranin und Lichtgrün zeugt.

Dieses Verhalten der chromatischen Substanz in »pachytènes«-Kernen gegenüber Farbstoffen findet eine Stütze durch die Untersuchungen Jörgensens. Dieser Forscher (52) fand in seinen Versuchen mit Pepsin über die Verdauung des Inhalts der Oocytenkerne, daß das Chromatin des Oocytenkerns im Bukettstadium Basichromatin ist und im Gegensatz zu Oxychromatin in ähnlicher Weise, wie das Chromatin der Mitose infolge seines größeren Nukleingehaltes, der Verdauung widersteht. Das wird bestätigt durch die mikrochemischen Forschungen von Nemec (83) und Lilienfeld.

3. Die Kerne dieser Stadien enthalten eine minimale Menge von sich färbendem Karyoplasma, das nur auf die Chromosomen umgebenden Felder beschränkt bleibt.

4. Das Bukett- bzw. Pachytänstadium ist kein Funktionszustand des Kerns.

Sowohl Grégoire als auch Vejdovsky bekämpfen die Anschauung Hertwigs und Wolterecks, als ob wir es hier mit unterdrückter oder mißlungener Karyokinese zu tun hätten. Zur Bekräftigung der Theorie von der Vorbereitung definitiver Chromosomen der heterotypischen Karyokinese führt Grégoire als Argumente gegen die Ansichten der Schule Hertwigs folgende Tatsachen an: 1. Die Synapsis hat ein anderes Aussehen als die Karyokinese; 2. das plötzliche Erscheinen der doppelten Chromosomen zur Zeit der heterotypischen Karyokinese, was man mit ihrer Vorbereitung schon im Synapsisstadium erklären muß; 3. das Leptotän- und Pachytänstadium.

Ich denke, daß man weder das Synapsis- noch das Bukettstadium wegen ihrer morphologischen Unterschiede als Mitose betrachten kann. — Was aber die Vorbereitung doppelter Chromosomen der künftigen Mitose

im Synapsisstadium betrifft, so ist die Sache noch nicht ganz bewiesen. Es ist jedoch bekannt, daß die Chromosomen in älteren Kernen gänzlich verschwinden können; solche Bilder sehen wir auch bei *Triton*. — Was geschieht also mit jenen Chromosomenpaaren? Sie sitzen wohl nicht in den Keimflecken, da sie eine andere Rolle haben, als nur die Erbmasse zu hüten.

Meiner Ansicht nach haben wir es hier weder mit einem unterdrückten, noch mit einem mißlungenen Prozeß, sondern mit einem ganz normalen zu tun. Dieser Prozeß erreicht wohl sein Ziel und, obwohl er sich morphologisch anders als die Mitose äußert, ihr dennoch hinsichtlich seiner Rolle ähnlich ist. Denn auf verschiedenen Wegen kann der Kern der Zelle zu dem geichen Ziele gelangen. Ich will hier wenigstens die Worte Vejdowskys (a. a. O.) anführen: »Auf der anderen Seite muß aber zugelassen werden, daß die Bildung der Leptonemengeneration nicht in einer und derselben Weise vor sich geht. . . . So liegen zunächst unsere Erfahrungen über die Spermatogenese von *Decticus* vor, welche die Leptonembildung direkt aus der Auflockerung der Chromosomen der letzten Gonengeneration bestätigen.«

Dieser Prozeß, der schon vom Leptotänstadium anfängt, beruht auf der Bildung einer größeren Menge von Basichromatin, sein Ziel wird erst im Pachytänstadium erreicht, darum ist das Pachytenstadium ein Zustand, den jede Eizelle durchmachen muß, um das Maximum der benötigten Menge von Basichromatin hervorzubringen. Diese enthält viel Nuklein, welches der Kern verlieren wird, sobald er in den Funktionszustand gelangt, was die mikrochemischen Versuche Stauffachers (105) bei *Anodonta* und Jörgensens (a. a. O.) bei verschiedenen Tieren bestätigen.

Für die Notwendigkeit des Pachytänstadiums in der Oogenese des Tritons spricht noch der Umstand, daß Eizellen, welche dieses Stadium nicht durchgemacht haben, degenerieren.

Was die Ursache der Degeneration der jüngsten Keimzellen betrifft, so können verschiedene Möglichkeiten vorliegen.

1. Jörgensen (a. a. O.) sagt, daß wir es mit einem Depressionszustand der Zelle zu tun haben.

2. Es ist hier ein mechanischer Druck möglich, wegen der sich entwickelnden und schnell wachsenden Nachbaroocyten; denn ich finde die meisten degenerierenden Zellen in Keimstöcken, in welchen größere Eier sind.

3. Es ist der Fall möglich, daß die einen sich normal entwickelnden Zellen den Tod ihrer Nachbarzellen bedingen.

Obige Erklärungsversuche beruhen jedoch nur auf Vermutungen, die zwar sehr wahrscheinlich aber durch nichts begründet sind.

Die Ursache des Absterbens der Oocyten läßt sich jedoch morphologisch nachweisen.

Vergegenwärtigen wir uns, daß jede Eizelle eine ganze Reihe von Veränderungen im Kern durchmacht: Leptotän-, Pachytän-, Bukettstadium, während welcher sich die Chromosomen und Nukleolen bilden. — Die ersten Degenerationserscheinungen treten, wie unten ausgeführt werden soll, in den Kernen auf, die das chromatische Reticulum, welches ein früheres, als die oben erwähnten Stadien bezeichnet, verlieren. Die so entstehenden oxyphilen Kerne zeigen Degenerationserscheinungen, wenn sie die ihnen zum Leben nötige Menge Chromatin nicht gebildet haben.

Jede Eizelle muß aber das Pachytänstadium durchmachen, wenn sie fähig sein soll, weiter zu leben; sonst wird sie nicht imstande sein, gleichzeitig Nukleolen und Chromosomen zu bilden, welche beide Bestandteile zur Entwicklung des Eies unentbehrlich sind. Die unumgänglich notwendige Bedingung, um diese beiden Faktoren oder nur einen von ihnen hervorzubringen, wie es bei den degenerierenden Eizellen stattfindet, ist mir unbekannt. — Sicher ist die Tatsache, daß im Falle des Fehlens eines dieser Faktoren die Keimzellen während dieser Stadien in einen anormalen Zustand, die einen in Depression (Hyperchromasie), die andern in einen Zustand verfrühten und intensiven Stoffwechsels (Hypochromasie), verfallen. Die Keimzellen, welche das Pachytänstadium hinter sich haben, entwickeln sich weiter normal, insofern die normalen Bedingungen, in welchen das Tier lebt, vorhanden sind.

e) Degeneration der jüngsten Oocyten.

Außer diesen zugrunde gehenden jüngsten Oocyten (nach anderen Oogonien) haben die Eier in dem von mir untersuchten Material ein vollkommen normales Aussehen. Degenerierende ältere Oocyten finden sich nur in den Gonaden der Tiere, welche in der Gefangenschaft gehalten werden oder krank sind; aber, wie schon erwähnt, nahm ich Abstand von solchem Materiale und begnügte mich nur mit Bildern von Tieren, welche in Freiheit gefangen und sofort getötet wurden. — Die Ursache der Degeneration der jüngsten Oocyten sind nun nicht die schlechten Verhältnisse, in denen das Tier sich etwa befindet; dieser Prozeß kommt in Ansammlungen von normal sich entwickelnden Zellen vor.

Meves (a. a. O.) beschreibt beim Salamander die Degeneration der Keimzellen, welche das Stadium der Karyokinese erreichen. Dieses führt jedoch nicht zur Teilung der Zellen, sondern zur Degeneration, es ist eine

mißlungene Karyokinese. Der Forscher betrachtet sie als eine Reminiszenz der unmittelbaren Reifung des Ureies, welchem im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung die Bildung von Dotter und Fettstoffen aufgezwungen wurde.

M. Bouin (a. a. O.) und Dustin (a. a. O.) untersuchten die Histogenese des Keimstocks von *Rana* und *Triton* und fanden eine Menge von degenerierenden Oogonien.

Nicht alle sich anlegenden Zellen des Keimstockes sind dazu bestimmt, sich in Geschlechtszellen zu verwandeln; ein Teil von ihnen degeneriert in einer Anzahl, welche von der Art des Tieres abhängig ist. Die Anzahl der Degenerate ist eine andere beim *Triton* als beim Frosch oder bei der Kröte.

Bei den Larven von *Triton alpestris*, welche 11 mm Länge haben, findet man nach der Beschreibung Dustins (a. a. O.) Gonocyten, deren Plasma eine gewisse Menge Pigment enthält. Nach der Ansicht Dustins ist dies eine Degenerationserscheinung. Bei Larven von $11^1/_2$—13 mm Länge finden sich noch mehr degenerierende Zellen: ihre Kerne werden blaß, färben sich nicht mehr mit Hämatoxylin und ihr Plasma ist mit Pigmentkörnern ausgefüllt. Bei älteren Larven wird die Anzahl der degenerierenden Oocyten kleiner.

Winiwarter (a. a. O.) findet in dem sich entwickelnden Keimstock des Kaninchens und des Menschen Kerne, die der Karyolyse unterliegen.

Schmidt (101) fand beim Proteus, daß manche Oogonien lappenförmige Kerne haben, die nur Oxychromatin und einige Körnchen Basichromatin enthalten.

Maréchal (a. a. O.) gibt an, daß man bei Fischen in den Nestern der Keimzellen oft degenerierende Keimzellen begegnet. »Chaque oogénie est apte en principe à se différencier. mais un certain nombre entre elles dégénère par une cause que nous ignorons.«

Jörgensen (a. a. O.) sieht beim Proteus degenerierende Oogonien bei gleichzeitigem Erscheinen einer großen Menge Fett in ihrem Plasma, was er durch einen Depressionszustand der Zelle erklärt, die infolge Hyper- oder Hypochromasie nicht mehr imstande ist, die ihr zugeführten Nährstoffe zu assimilieren, und sie daher auf einer niedrigeren Stufe des chemischen Aufbaues in Gestalt von Fetten anhäuft.

Die Degeneration der Eier in normalen Keimstöcken ist auch bei manchen niedrigeren Tieren eine bekannte Erscheinung. Nicht alle entstehenden Gonocyten entwickeln sich weiter.

So beschreibt Popoff (a. a. O.) bei den Deckelsumpfschnecken (*Paludina*) die Degeneration der Keimzellen, welche sich von der Wand

des Keimstockes ablösen und in das Licht desselben gelangen, wo ihr Plasma zerfällt und der so entstandene Brei den wachsenden Oocyten als Nahrung dient.

Vejdovsky (a. a. O.) nimmt bei *Aphrophora* eine Degeneration der Zellen zum Zwecke der Ernährung der Nachbarzellen an.

Auf Grund meiner Beobachtungen muß ich die Degeneration der Oocyten in zwei Typen teilen, welche sich durch die Veränderungen in der Kernstruktur unterscheiden.

Die einen Geschlechtszellenkerne, die allmählich, aber von Anfang an der Fragmentation und der Karyolyse anheimfallen, sind hypochromatische Kerne.

Die anderen Geschlechtszellen besitzen Kerne, deren Inhalt sich immer stärker mit Heidenhains Hämatoxylin und anderen basischen Farbstoffen färbt. — Man hat es hier mit Hyperchromasie zu tun.

In beiden Fällen geht die Zelle als individuelles Wesen zugrunde. In ihrem Stoffwechsel gehen Veränderungen vor sich, welche zum Absterben des Kernes und des Plasmas führen.

Das Ausgangsstadium für diese Veränderungen des Kernchromatins ist jenes Reticulum, das man in einem gewissen Lebensmomente des Oocyten im Kerne findet.

1) Hypochromasie.

In normal sich entwickelnden Eiern bildet und sammelt sich an Stelle eines solchen Reticulums das Chromatin. Wenn dieser Prozeß aber auf irgend welche Weise gestört wird, so wird die Bildung des Chromatins gehemmt. Das Chromatinreticulum des Kernes wird immer weniger sichtbar (Fig. 2, Taf. XXVIII), und es entstehen viele Nukleolen, was nämlich das charakteristische Kennzeichen für die degenerierenden Eier dieses Typus ist. — Diese Nukleolen entstehen offenbar fast plötzlich; denn trotz zahlreicher Bilder gelang es mir nicht, ihr Entstehen genau zu verfolgen. Von ihrer Bildung aus Chromosomen kann nicht die Rede sein, denn diese bestehen überhaupt noch nicht. Vielmehr ist an ihrem Entstehen sicher jenes Reticulum beteiligt (Fig. 2, Taf. XXVIII), denn man bekommt zeitweilig Bilder zu sehen, aus welchen man dies vermuten kann.

Die Keimflecke können zerstreut im ganzen Kern liegen, gewöhnlich aber gruppieren sie sich an seiner Peripherie und wachsen, was merkwürdig ist, wenn man bedenkt, daß eine solche Zelle zugrunde gehen soll.

Das Karyoplasma des Kerns färbt sich gierig mit sauren Farbstoffen (Fig. 32, Taf. XXVIII) im Gegensatz zu den durch Hyperchromasie degenerierenden Oocytenkernen. Die einzige basische Substanz, die man in solchen Kernen findet, sind die Nukleolen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung solcher Zellen beginnt der Kern sich einzuschnüren (Fig. 33, 34, Taf. XXVIII), was anfänglich einer Amitose ähnlich ist. Im dichteren, perinukleären Teile des Plasmas (Ergastoplasma) zeigen sich zahlreiche Granula, welche sich außerordentlich gierig mit HEIDENHAINS und WEIGERTS Hämatoxylin färben. Nach der Zweifachfärbung mit BÖHMERS Hämatoxylin-Eosin kann man sich von ihrer Eosinophilie überzeugen. — Manche von diesen Granula färben sich mit Sudan. Es sind fettähnliche Substanzen.

Das verdichtete Plasma mit den oben erwähnten Granula bildet spindelförmige Ansammlungen in der Vertiefung des sich verengenden Kernes (Fig. 33, Taf. XXVIII), oder es bildet einen Ring um den Kern herum (Fig. 35, 41, Taf. XXVIII u. XXIX).

Die weitere Einschnürung des Kernes führt zu dem in Fig. 36, Taf. XXVIII dargestellten Bilde. Der Kern ist in zwei ungleiche Stücke zerfallen, das Plasma aber teilt sich nicht. Das spindelförmige Gebilde liegt zwischen beiden Kernfragmenten, von denen eines einen, im Vergleich zu den kleinen Nukleolen des zweiten Fragmentes, riesigen Keimfleck hat.

Man hat es hier offenbar mit Zerfall und nicht mit Amitose zu tun. Dafür spricht der Umstand, daß die Stückchen, die aus dem Zerfall herrühren, von ungleicher Größe sind (Fig. 36, Taf. XXVIII). Einen weiteren Beweis bilden solche Kerne, die, bevor sie in mehrere Stücke zerfallen, noch eine Zeitlang zusammenhängen (Fig. 37, 38, 39, 41, Taf. XXVIII u. XXIX). Man sieht da Kerne, die wie gefurcht erscheinen. Das Ganze erinnert durch sein Aussehen an eine furchende Eizelle, deren Plasma in der Furchung gehemmt ist. — Die Grenzen der künftigen Fragmente sind früh, noch vor ihrer Autonomie angedeutet (Fig. 33, 35, 37, 41, Taf. XXVIII u. XXIX). Diese Fragmentation des Kerns führt zur Bildung von zahlreichen Kernstücken, von denen gewöhnlich jedes einen oder mehrere größere und eine Reihe kleinerer Nukleolen besitzt.

Gleichzeitig mit dem Zerfall des Kerns erscheint im Plasma eine größere Menge von Granula (Fig. 38, Taf. XXVIII).

Im Plasma bemerkt man Änderungen des bereits eingetretenen Prozesses des Absterbens verhältnismäßig spät; trotzdem der Kern degeneriert, dauert die Synthese von Fett- und Eiweißkörpern fort, was man aus der Bildung von zahlreichen Granula (manche entsprechen den Mitochondrien) erkennt. Das Plasma unterliegt aber endlich der Vakuolisation. — Die Kernstückchen nehmen keine Farbstoffe mehr auf, es bleibt gleichsam ein gemeinschaftliches Skelett des Kerns und des Plasmas übrig. Die körnigen Massen verschwinden, es bleiben höchstens nur noch einige

Fettkugeln, aber auch diese werden endlich von den umliegenden Zellen absorbiert (Fig. 40. Taf. XXVIII).

Eigentümlich ist es, daß am spätesten die Nukleolen zugrunde gehen, dies geschieht in dem Augenblick, wo sie anfangen zu verschwinden und das Plasma große Veränderungen zeigt, während der Kern der Karyolyse erliegt. — Die Nukleolen schwellen in den letzten Stadien (Fig. 40, 42, Taf. XXVIII u. XXIX) gewaltig an.

2) Hyperchromasie.

Ganz anders verhält es sich mit der Degeneration jener Oocyten, die der Hyperchromasie unterliegen. Der Kernsaft verliert die Fähigkeit sich mit sauren Farbstoffen zu färben und zeigt eine deutliche Affinität zu basischen Farbstoffen. Dabei kann man in demselben eine ganze Menge zarter Fäden nachweisen, die sich zu einer dichten Masse vereinigen (zusammenballen) und durch ihr Aussehen an das Synapsis-Stadium erinnern (Fig. 41, Taf. XXIX). Die Kerne dieser Zellen haben gar keine Nukleolen und es ist merkwürdig, daß ihr Plasma gar keine lipoiden Granula enthält.

In einem gewissen Stadium verliert der Kern die Fähigkeit, sich mit basischen Farbstoffen zu färben, sein Inhalt und das Plasma werden immer blässer, bis sie gänzlich verschwinden.

Wenn man die oben beschriebenen zwei Degenerationsprozesse vergleicht, fällt sofort auf, daß man die Nukleolen nur in jenen Keimzellen mit hypochromatischen Kernen findet. Die Anwesenheit der großen Menge von Granula in ihrem Plasma läßt vermuten, daß man sie mit Funktionszuständen der Zelle in Verbindung bringen darf. Bei dieser Funktion sind die Nukleolen tätig, was sich aus dem Umstand ergibt, daß sich in den Zellen, deren Kerne keine Nukleolen haben, auch keine Granula im Plasma zeigen.

Wenn man noch bedenkt, daß nach dem Verschwinden der Nukleolen in den Zellenkernen des ersten Typus die Degeneration der Oocyten im beschleunigten Tempo erfolgt (so kommt es, daß die Endstadien der Aufmerksamkeit der Forscher entgangen sind), so kann man daraus wohl schließen, daß die Nukleolarsubstanz zum Leben der Eizelle unentbehrlich ist. — Die Bedeutung der Nukleolen im Leben der Zelle zeigen auch die Oocyten, die nach dem zweiten Typus degenerieren; diese enthalten keine Nukleolen und gehen sehr schnell zugrunde, weil das Fehlen der Nukleolarsubstanz Hyperchromasie des Kernes zur Folge hat.

Für einen Funktionszustand des Kernes trotz der Degeneration spricht der Umstand, daß sein Inhalt oxychromatisch ist, wie dies eben in den Kernen der Funktionszellen der Fall ist. Man kann sich leicht

davon überzeugen, wenn man die Präparate mit Oppels Mischung färbt. — In den Kernen der Degenerate findet sich keine Substanz, die sich mit Methylgrün färben würde. Da das Methylgrün als der beste von allen bis jetzt bekannten, spezifischen Farbstoffen für Nuklein gilt, so kann man daraus folgern, daß die Kerne gar keine oder nur eine minimale Menge von Nukleinsäure enthalten, wie dies in den durch die lange Dauer der Funktion erschöpften Kerne stattfindet. — Auf den Funktionszustand des Kerns deutet auch seine lappenförmige Gestalt hin, die wir von den Drüsenzellen her kennen, wo der Kern infolge vermehrter Funktion unregelmäßige Konturen annimmt, sogar zugrunde geht und direkt in Absonderungssubstanz übergeht.

Eine solche Gestalt haben auch die Kerne in Nährzellen der Käfer.

Alle diese Tatsachen sprechen dafür, daß die degenerierenden Oocyten des ersten Typus an Erschöpfung infolge verfrühten intensiven Stoffwechsels, wozu ihr Chromatin nicht vorbereitet war, zugrunde gehen.

Das Pachytänstadium, seine Desorganisation bildet einen Wendepunkt im Leben der Eizelle. Von diesem Stadium der maximalen Entwicklung der Chromosomen an finden Veränderungen im Kern und Plasma statt, welche bis dahin infolge der geringen Tätigkeit des Oocyten nicht in solchem Grade sichtbar waren.

Ehe ich jedoch die weiteren Chromatinveränderungen beschreibe, muß ich die Schicksale des Plasmas darstellen, um zu beweisen, ob sie mit den im Kern stattfindenden Prozessen im Zusammenhang stehen.

IV. Das Plasma der wachsenden Oocyten.

Im Gegensatz zum Keimbläschen stehen die Veränderungen im Plasma der Oocyten von Amphibien bei allen Forschern in zweiter Reihe.

Nur zwei ausführliche Arbeiten über diesen Gegenstand sind mir bekannt: die Arbeiten von Lams (a. a. O.) (*Rana*) und Jörgensen (a. a. O.) (*Proteus*).

Beim *Triton* hat sich niemand mit dieser Sache genauer befaßt; die ganz kurze Erwähnung bei Benda (a. a. O.) beschränkt sich, wie wir aus dem nachstehenden Zitat ersehen können, nur auf die Konstatierung des Vorhandenseins von Mitochondrien.

Benda sagt so: »Ovarialeier von *Triton* zeigen reichliche Mengen von Fadenkörnern. Die jüngsten Eier sind scheinbar bisweilen frei von denselben. Durch Vergleichung einer kleinen Schnittserie erkennt man jedoch, daß in diesen jüngsten Stadien nur ein einzelner, größerer Körnerhaufen (vielleicht entspricht seine Lage dem Dotterkern?) vorhanden ist,

der demnach nicht immer im Schnitt getroffen zu sein braucht. Beim Auftreten der Dotterplättchen werden die Körner in die Randzone gedrängt. Sie lagern hier in den kleinen Eiern noch in etwas ungleichmäßig verteilten Gruppen und Häufchen, bei den größten Eiern fast gleichmäßig verteilt außerhalb von den Dotterplättchen in einer rein protoplasmatischen Schicht unter der Zelloberfläche. Letztere zeigt sich in meinen Präparaten mit sehr zierlichen Stacheln besetzt, die als Interzellularbrücken zu den Follikelzellen verlaufen. Die Follikelzellen enthalten kleine Gruppen von Fadenkörnern neben dem Kern.«

Die Veränderungen, die ich beschreiben werde, haben weder CARNOY und LEBRUN (a. a. O.) noch BORN (a. a. O.) gesehen.

CARNOY und LEBRUN (a. a. O.) lehnen Präparate ab, die mit chromsauren Salzen fixiert sind, da sie sich zur Untersuchung der Kernstruktur nicht eignen. Alle ihnen rätselhaft erscheinenden Gebilde im Plasma betrachten sie als Erscheinungen von Degeneration oder als Ergebnis schlechter Fixierung.

BORN (a. a. O.) beschäftigt sich fast ausschließlich mit den Keimbläschen.

Behandelt man jedoch die Objekte in zweckmäßiger Weise mit Flüssigkeiten, von welchen ich in dem Abschnitt über die Technik gesprochen habe, so sieht man in dem Plasma der Keimzellen, von den jüngsten Stadien an, so deutliche Veränderungen, daß es merkwürdig erscheint, daß sie der Aufmerksamkeit der Forscher entgangen sind[1]).

Schon in den jüngsten Keimzellen befindet sich eine perinukleäre

[1]) Ich muß jedoch gestehen, daß manchmal dieselbe Fixierung der Substanzen, von welchen die Rede sein wird, negative Resultate gibt. So gibt mir z. B. die Mischung ZENKERS nicht immer sichere Resultate; es ist merkwürdig, daß mir diese Mischung in manchen aus einem und demselben Keimstock stammenden Präparate fettverwandte Substanzen fixiert, während dies in anderen aus einem anderen Keimstock erhaltenen nicht gelingen will; an so zu sagen gelungenen Präparaten erhalte ich sehr schöne Bilder verschiedener Entwicklungsstadien.

Es kann infolgedessen der Fall eintreten, daß die Ursache nicht in der nicht zweckentsprechenden Technik, sondern dem verschiedeuartigen Chemismus der sich im Plasma befindlichen Substanzen liegt. — Dieselbe Erscheinung kommt auch bei anderen Tieren vor; so macht VAN DER STRICHT (113) auf diese Tatsache aufmerksam, indem er sagt: »Chose curieuse, le même fixateur ne se comporte pas toujours de la même manière: tantôt il donne des images superbes, d'autre fois il ne reussit point.« — TSCHASCHIN (a. a. O.) stellt ebenfalls diese Erscheinung fest, wie man aus folgenden Worten entnehmen kann: »So geben oft zwei Embryonen, die zu gleicher Zeit in einer und derselben Flüssigkeit fixiert und gleicher Nachbehandlung und Färbung unterworfen worden waren, in dem einen Falle vortreffliche Bilder der Chondriosomen, im anderen ganz negative Resultate.«

Verdichtung des Plasmas mit Körnchen, Fäden und Kügelchen von Fett (Fig. 10, 16, Taf. XXVIII). — In den einen Zellen treten diese Elemente ganz deutlich hervor, in anderen hingegen können sie auch fehlen (Fig. 22, 43, Taf. XXVIII u. XXIX), wie wir es in Zellen beobachten, die in einer und derselben Flüssigkeit fixiert wurden, demselben Keimstock entstammen und auf einem und demselben Objektträger aufgeklebt und gefärbt sind. Demnach liegt der Grund nicht in schlechter Fixierung oder schlechten Färbung, sondern die verschiedene Menge dieser Substanzen oder ihr vollständiges Fehlen im Plasma der jüngsten Keimzellen spricht dafür, daß diese Substanzen sich fortwährend verändern, in manchen Zellen sogar vollständig assimiliert werden.

Erst wenn das Chromatin des Oocytenkernes desorganisiert ist, wenn sich im Kerne des Oocyten eine bedeutende Menge von Karyoplasma gebildet hat und wenn sich an seiner Peripherie die Keimflecke zeigen (Fig. 25, 44, 45, 47, Taf. XXVIII u. XXIX), beginnt die ungeheure Entwicklung dieser morphologisch verschieden aussehenden Substanzen im Cytoplasma.

Wenn man die Oocyten dieses Stadiums bei geringer Vergrößerung betrachtet, so fällt es auf, daß der Kern gleichsam von einem Ring verdichteter Substanz umgeben erscheint, in welcher man bei stärkerer Vergrößerung eine ganze Menge Fäden (Chondriomiten und Chondriokonten anderer Forscher), welche oft verbunden erscheinen, und Körner sieht. Das Ganze scheint in eine homogene Substanz eingebettet zu sein und bildet den perinukleären Ring, welcher oft so dicht an dem Kern liegt, daß es in vielen Fällen unmöglich ist, die Kernmembran zu sehen. Dann bezeichnen die Nukleolen, die an der Peripherie des Kerns liegen, seine Grenze. — Alle Bestandsubstanzen dieses Ringes (mit Ausnahme von Fett) färben sich besonders schön mit Heidenhains und Weigerts Hämatoxylin, wie auch mit Safranin und Fuchsin. Bei der Färbung mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin zeigen sie Affinität zu Eosin.

Das körnige Plasma solcher Zellen färbt sich mit sauren Farbstoffen im Gegensatz zu den älteren Zellen, deren Plasma eine immer größere Affinität zu basischen Farbstoffen zu zeigen beginnt. — Sein äußerster Teil bildet die Membrana vitellina. — Das Basichromatin des Kerninhalts scheint ganz zu verschwinden. An Stelle der sich früher basisch färbenden Chromosomen (Fig. 43, 44, 46, Taf. XXIX) bleiben Streifen oder einzelne Chromatinbrocken, als ihre Überreste, zurück (Fig. 45, Taf. XXIX). — Die Lage der Keimflecke ist so wie früher an der Peripherie des Kerns, welcher schon das Stadium des Keimbläschens erreicht hat.

In den älteren Oocyten wird der perinukleäre Ring[1]) breiter (Fig. 49, 50, 51, Taf. XXIX), immer enthält er jedoch eine ganze Menge von Fettgranula, Körnchen, Fädchen, die in eine sich dunkler als das Plasma ringsum färbende Substanz (Ergastoplasma) eingebettet sind.

Wenn man die Größe der Oocyten in diesem Stadium des Ringes vergleicht, so fällt es auf, daß die Größe der Keimzellen außerordentlichen Schwankungen unterworfen ist. Die zwei Oocyten an Fig. 44 und 47, Taf. XXIX wurden in gleicher Vergrößerung gezeichnet und stellen fast dasselbe Entwicklungsstadium der Eizelle dar, der Unterschied in der Größe ist aber auffallend. Dies gilt für Fig. 51 und 56, Taf. XXIX. Diese Erscheinung könnte man mit dem ungeheuren Wachstum der Zelle in dieser Periode erklären.

Der dichtere Aufbau des perinukleären Ringes verschwindet bald. Die zahlreichen Fäden und deren Bündelchen, wie auch Schnüre (Bälkchen) voll minimaler Körnchen werden immer deutlicher sichtbar, da sie sich voneinander entfernen (Fig. 50, 51, 55, 56, Taf. XXIX). — Diese Schnüre erschienen früher als Streifen und waren nur schwach angedeutet.

Das Plasma solcher Zellen beginnt eine bedeutende Affinität zu basischen Farbstoffen zu zeigen (Fig. 51, Taf. XXIX), was sehr schön sichtbar wird an Präparaten, die mit der Mischung Bouins fixiert sind, weniger nach der Mischung Flemmings (Fig. 56, Taf. XXIX). Diese Erscheinung könnte man mit der von Schaxel beobachteten Chromasie des Plasmas vergleichen, im Gegensatz zu der ursprünglichen Achromasie. — Toluidinblau, Safranin, Böhmers Hämatoxylin und Wasserblau färben das Plasma wegen ihrer Chromasie intensiv, was die Entwicklung jenes Ringes, der sich bald über das ganze Plasma in Gestalt eines (durch Anastomosen) Schnüre bildenden Netzes ausbreitet, zu begünstigen. Die Maschen dieses Netzes füllt ein Plasma aus, welches dieselben Eigenschaften wie das an der Peripherie der Zelle befindliche besitzt (Fig. 57, Taf. XXIX). — In einem gewissen Moment der Entwicklung ist das Ei mit körnigen Fäden und Körnern ausgefüllt, die zusammen mit einer sie oft begleitenden, homogenen Substanz die Bestandteile der netzbildenden Bälkchen bilden (Fig. 59, Taf. XXIX).

Als das Ergebnis meiner Beobachtungen an den Oocyten dieser Stadien sind folgende Punkte zu beachten:

1. Die Zusammensetzung des perinukleären Ringes (Körner, Fäden, Fettkügelchen, Nukleolen).

[1]) Die Entwicklungsstadien des Ringes sieht man der Reihe nach in Fig. 44, 47, 49, 50, 51, 54, 55, 57, 59, Taf. XXIX, welche Figuren zwecks leichterer Orientation in gleicher Vergrößerung abgebildet wurden.

2. Die hervorragende Affinität der den Ring bildenden Substanz zu den Farbstoffen, welche eine Vorbehandlung mit Beize erfordern (Hämatoxylineisenalaunlack, Weigerts Hämatoxylin).

3. Die Anlage von netzbildenden Schnüren in der anfangs dichten Masse des perinukleären Ringes in Form von kaum angedeuteten Streifen, welche Schnüre sich anastomosierend über das ganze Plasma des Eies ausbreiten.

4. Das Sichtbarwerden dieser Substanzen vor allem nach Fixierung mit chromsauren Salzen.

Offenbar kann es sich hier keineswegs um Kunstprodukte handeln.

Die letzte Frage muß ich schon aus Rücksicht auf folgende Umstände berühren: Lubosch[1]) (a. a. O.) benützte zum Fixieren der Eier vom *Triton* 80%ige heiße Chromsäure und bemerkte um den Kern herum Gebilde, welche den von mir oben beschriebenen Bildern entsprechen, wie ich aus folgenden Worten schließe:

»In älteren Eiern findet sich neben dem Kern oder auch um ihn herum oft eine feinstreifige Masse, die bereits frühere Untersucher als Kunstprodukte gekennzeichnet haben. (Schultze, Fick, Jordan, King, 13, 17, 24, 23, 279.) Selbst wenn, wie oft in meinen Präparaten, diese Masse ohne Spur eines Spaltes dem Kern und dem Eileib anliegt, kann sie nicht als normale Bildung bezeichnet werden, weil keinerlei Bilder zwischen ihr und etwaigen, analogen Bildungen auf früheren Stadien vermitteln.«

Da Lubosch (a. a. O.) kaum über 14 Ovarien verfügte, so konnte er die Übergangsbilder nicht verfolgen. Gegen obige Beweisführung sprechen folgende Tatsachen:

1. Den von mir oben beschriebenen Bildern begegnet man nur auf einer gewissen Entwicklungsstufe des Eies; in späteren Stadien fehlt der den Kern umgebende Ring.

2. Die Entwicklungsstadien des Ringes von den jüngsten Stadien der Gonocyten an.

3. Sein Vorhandensein in Eiern von ganz normalem Aussehen.

4. Die Kontrolle der Bilder nach verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten und Färbungsmethoden.

5. Das Vergleichen der von mir gesehenen Bilder mit den Untersuchungsresultaten anderer Forscher an anderen Tieren. — Ich denke hier an die Arbeiten van der Strichts (über die Säugetiere, 108, 110, 111, 112, 113, 114, 116, 117) und seiner Schüler Lams (a. a. O.) (*Rana temporaria*), d'Hollander (Vögel, 23, 24, 25).

---

[1]) Zeichnungen gibt der Forscher nicht.

6. Die qualitativen Veränderungen der dem Kern anliegenden cytoplasmischen Schicht.

Die Substanzen, aus welchen der perinukleäre Ring (»couche vitellogène« anderer Forscher) zusammengesetzt ist, können sich nach Menge und Qualität verändern; einmal können die Körper von mehr eiweißartiger Natur vorherrschen, ein andermal solche von mehr fettartiger Beschaffenheit. Im ersten Falle kann man Bilder des Ringes (couche vitellogène) nicht nur nach chromsauren Salzen, sondern auch nach Formol, Sublimat oder der Mischung Bouins erhalten. Die nach diesen Fixierungsflüssigkeiten erhaltene »couche vitellogène« stellt die körnige Grundsubstanz dar, in welcher man nach den chromsauren Salzen Mitochondrien von mehr fettartiger Natur und Lipoiden findet. Ein diesbezügliches Bild ist nach Bouins Flüssigkeit in Fig. 48 und 54, Taf. XXIX zu sehen. — Die halbmondförmige Gestalt der speziell dem Kern anliegenden cytoplasmatischen Schicht (Fig. 48, Taf. XXIX) ist fast eine Seltenheit; beim *Triton* erscheint nämlich »couche vitellogène« in Gestalt eines Ringes, der ringsum den Kern des Oocyten umgibt. In dem in Fig. 48, Taf. XXIX dargestellten Fall hat man es mit einem nicht vollkommen entwickelten Ring zu tun, welcher Typus bei den Säugetieren vorherrscht, sich aber auch bei anderen Tieren findet, wie wir aus den Zeichnungen in den Arbeiten van der Strichts (a. a. O.) und seiner Schüler sehen; in dem breitesten Felde des Ringes befindet sich die Dotterkern-Attraktionssphäre[1]).

Wie bekannt, fixieren chromsaure Salze die Fette, indem sie dieselben in Alkohol und Chloroform unlöslich machen. Wenn man nun beachtet, daß die Mitochondrien, wie es die Beobachtungen vieler Forscher (Fauré-Frémiet, 30; Dubreuil, 26; Loyez, 69; usw.) beweisen, ein albuminöslipoidaler Komplex sind, darf es nicht Wunder nehmen, daß (in gewissen Zuständen der Keimzellen) das Aussehen des perinukleären Ringes, wie es sich nach der Mischung Bouins zeigt, nach chromsauren Salzen ein ganz anderes sein wird, wenn auch nur infolge der Unlöslichkeit der fettähnlichen Substanzen. So konnte ich an Präparaten chromierter Objekte eine Unmenge von Granula beobachten. Oft setzt sich der Ring neben den typischen Fettgranula fast nur aus ihnen zusammen. — So erhalte ich nach Behandlung mit Zenkers Mischung, welche unter gewissen Umständen, offenbar je nach den chemischen Eigenschaften des Fettes, die fettähnlichen Substanzen fixiert, eine ganze Menge von Körnern von verschiedener Größe, die sich besonders schön mit Weigerts und Heiden-

---

[1]) Bei *Scorpaena scrofa* (van Bambeke) bildet die couche palléale (eine andere Benennung von *couche vitellogène*) eine Kuppel oder einen Kegel.

nains Hämatoxylin färben: manche von ihnen färben sich ganz deutlich rot mit Sudan und blau mit Indophenol. — Wenn wir die in Fig. 52, Taf. XXIX, wiedergegebene Zelle betrachten, so sehen wir ihren Kern fast ausschließlich von Granula umringt, die mit Weigerts Hämatoxylin gefärbt und verschiedener Größe sind. Die größeren Körner färben sich nicht gleichmäßig; die Mitte ist heller im Vergleich zu dem dunkleren Rande, und die noch größeren Granula erscheinen (nach Zenker) in ihrer Mitte leer oder sehr schwach gefärbt; die leeren Räume entstehen durch Ausspülung von reinem Fett, welches durch Zenkers Flüssigkeit nicht fixiert und in Reagenzien ausgespült wird, während sich der Rand des Granulums, sogar mit Zenkers Mischung fixiert und auch mit Sudan nach dieser Mischung färbt. — Die Vakuolen, welche man nach Ausspülung des reinen Fettes sieht (Fig. 52, Taf. XXIX oben), können ein wenig färbbar sein; es handelt sich offenbar um eine hyaline Substanz, welche oft von kleineren Granula umgeben ist, die aber noch eiweißähnliche Substanz darstellt.

Solche Bilder bestätigen, daß sich in dem den Kern umschließenden Ringe Fettsubstanzen bilden können durch Veränderung der darin befindlichen Körnchen. Diese wachsen und verwandeln sich in Granula, die sich in der Richtung von innen nach der Peripherie mit Fett beladen, daher enthält die ausgespülte Mitte schon reines Fett, während der periphere Teil aus einer fettähnlichen Substanz besteht und sich deshalb nach Chrommischungen mit Sudan färben läßt.

Den Zusammenhang der Mitochondrien bzw. der Plasmagranula mit den Fetttröpfchen und ihre innigste Verwandtschaft bei der Fettbildung hat man oft in den somatischen Zellen gefunden. Solche Prozesse beschreiben Altmann, Arnold (4), Bobeau (11), Champy (20), Hoven (46), Kuć-Staniszewska (60), Schreiner (102) und eine wertvolle Mitteilung über die »regressive Metamorphose« der Chromidien bei der Fettbildung in den Fettzellen der Fliege verdanken wir Popoff (87).

Inmitten einer ganzen Menge verschiedener Körner und Fäden ist es nicht leicht, den Verlauf dieses Prozesses zu verfolgen. Man kann ihn jedoch dort mit Bestimmtheit feststellen, wo die Zahl der Körner die übrigen Bestandteile des Ringes (»couche vitellogène«) überwiegt, sowie auch in der später eintretenden Periode, in welcher sich die »couche vitellogène« über das ganze Ei verbreitet; diese Erscheinung tritt uns besonders in Präparaten entgegen, die nur mit Sudan oder mit Indophenol gefärbt und mit Ehrlichs Hämatoxylin schwach grundiert sind (Fig. 68, Taf. XXX). — In solchen Präparaten sehe ich fettverwandte Substanzen oft in Gestalt von Halbmonden, welche die Vakuolen als Spuren nach dem ausgespülten Fett umgeben. — Die Färbung jener Halbmonde mit Sudan

nach der Fixierung in Zenkers Mischung (bei nachträglicher Alkohol-Xylolbehandlung des Materials) beweist, daß man es hier nicht mit reinem Fett zu tun hat, da, wie die Untersuchungen Mulons (82) zeigen, die geringe Löslichkeit des Fettes durch das Vorhandensein von Albuminoidal-Substrat verursacht wird. — Daß aber diese Gebilde tatsächlich Fett enthalten, ist wohl nicht zu bezweifeln, da mir zur Kontrolle Osmiumsäure, Sudan, Indophenol, die spezifischen Reaktionen zum Fettnachweis dienten.

Der perinukleäre Ring kann sich in gewissen Zuständen der Keimzelle in Fett verwandeln, da in manchen Zellen der Kern von einer ganzen Menge Fett umgeben ist; die Lage des letzteren und die Größe der Zellen läßt unbedingt eines der Entwicklungsstadien von »couche vitellogène« erkennen (Fig. 45, 53, Taf. XXIX).

Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daß die Bestandteile des Ringes sich in Fett verwandeln können. Daß sich daran jene Granula, welche ich mit van der Stricht (a. a. O.) als Mitochondrien betrachte, auch beteiligen, unterliegt keinem Zweifel. Welche Rolle aber andere Elemente hier spielen, läßt sich auf diesen Stadien morphologisch nicht genau verfolgen.

Man könnte glauben, daß Bilder, die den Fig. 45 u. 53, Taf. XXIX ähnlich sind, die fettige Degeneration des Oocyten darstellen; dagegen spricht das ganz normale Aussehen der Zellen und der Mangel an degenerierenden. — Es sammeln sich ja bedeutende Mengen von Fett um das Keimbläschen nicht nur beim *Triton*, es findet dies auch beim *Dytiscus* (Koujawski, 58) und *Proteus* (Jörgensen, a. a. O.) statt. Bei dem letzteren umgeben die Fettsubstanzen, die von der Degeneration des Dotterkernes stammen, den Kern, was Jörgensen als »Bildung einer den Kern allseitig umschließenden Deutoplasmazone« beschreibt.

Der fettige Ring ist nur ein Übergangsstadium der »couche vitellogène«; das Fett kann in den nächsten Stadien der Assimilation im Ooplasma unterliegen, und seine Stelle nimmt der perinukleäre Ring vom früheren Aussehen ein. (Es genügt, die Fig. 45 und 49, 53 und 56, Taf. XXIX zu vergleichen.) Dieser Abbau der »Deutoplasmazone« findet auch beim *Proteus* (Jörgensen, a. a. O.) statt, welchen Prozeß »ein stark gefärbtes, dicht faserig-fädig erscheinendes Plasma in unmittelbarer Umgebung des Kernes« beweist.

Alle oben beschriebenen Bilder beweisen, daß der perinukleäre Ring den Stoffwechsel jüngerer, wachsender Oocyten vermittelt und keineswegs als Artefakt betrachtet werden darf. Seine Bestandsubstanzen unterliegen fortwährenden Veränderungen und, obwohl sie in genetischem Zu-

sammenhang stehen können, so kann doch von einer Identifizierung derselben keine Rede sein. Dieser Ring bildet einen Komplex von chemisch verschiedenen Substanzen, die topographisch vereint in den wachsenden Oocyten auftreten.

Ehe ich jedoch seine weiteren Schicksale beschreibe, will ich einen kurzen Blick auf die in der Literatur vorliegenden Beobachtungen meiner Vorgänger bei anderen Tieren werfen.

In dem ganzen Zyklus seiner Arbeiten über den Menschen und die Säugetiere weist van der Stricht (a. a. O.) nach, daß sich in den Keimzellen, in einem sehr frühen Entwicklungsstadium in der Umgebung des Kernes des Oocyten eine spezielle cytoplasmische Schicht in Halbmondform mit Balbianischem Kern findet.

Bei der Fledermaus erscheint rings um ihn herum eine ganze Menge chromatophiler Fäden, welche der genannte Forscher Pseudochromosomen nennt und die aus einer Ansammlung von Mitochondrien und vor allem von Chondriomiten entstanden sind. Diese Gebilde verbreiten sich über das ganze Plasma des Oocyten und bilden Schnüre. Es sind »boyaux vitellogènes« mit einer großen Menge von Mitochondrien.

Ähnlich verhält es sich beim Menschen — Im ersten Stadium des Wachstums der Eizelle umgibt den Kern der Oocyte eine spezielle Substanz, die schon bei *Scorpaena* von van Bambeke (5) als »manteau ou couche paléale« und noch bedeutend früher von Leydig (64) als »Mantelschicht« bei verschiedenen Tieren beschrieben wurde. — Van der Stricht nennt sie »couche vitellogène«. Aus ihren Chondriomiten entstehen »boyaux ou amas vitellogènes«, welche analogen Gebilden bei der Fledermaus entsprechen, wo sie aber aus den Pseudochromosomen entstehen und dem von van Bambeke (6, 7) beschriebenen Dotterkern des *Pholcus* entsprechen.

Van der Stricht (a. a. O.) unterscheidet in der Entwicklung des Oocyten vier Phasen, die er mit der Entwicklung der vitellogenen Schicht in Beziehung bringt. Die vitellogene Schicht gibt »amas ou boyaux vitellogènes«, die in Körner zerfallen und das Material für den Dotter liefern.

Die Analogie von »couche paléale« Bambekes und »couche vitellogène« (couche mitochondriale) mit dem perinukleären Ring des Tritons ist offenbar.

Die »couche mitochondriale« besteht aus denselben Elementen, wie man sie beim *Triton* sieht. Sie enthält:

1. Zahlreiche Granula (»granulations spéciales«), die van der Stricht mit den Mitochondrien Bendas identifiziert. Diese ordnen sich zu Chon-

driomiten, bzw. bilden sie Pseudochromosomen, welche sich um die Dotterkern-Attraktionssphäre gruppieren.

2. Die Fettkügelchen, sowie »un corps accessoire«, welcher den Nukleolen im Ringe des Tritons entspricht.

Die Analogie geht noch weiter.

Ich konstatiere die gleiche Entwicklung dieser sich über das ganze Ei ausbreitenden Substanzen, die Nichtübereinstimmung der Stadien dieser Entwicklung bis zu einem gewissen Grade mit der Größe der Zelle, ähnlich wie im Menschenei, das Verhalten jener Bestandsubstanzen den Fixierungsflüssigkeiten gegenüber (die schönsten Bilder nach der Mischung FLEMMINGS, BENDAS und der Mischung HERMANNS) und die große Affinität zu HEIDENHAINS Hämatoxylin und weniger schöne Bilder nach dem Färben nach der Methode BENDA, wie ich es aus folgenden Worten VAN DER STRICHTS (114) entnehme: »Toutefois l'hématoxyline ferrique donne des images très démonstratives. Nous préférons cette méthode de coloration beaucoup plus simple et plus sûre à celle relativement compliquée et moins fidèle de BENDA.«

Der von mir oben beschriebene Ring bei *Triton taeniatus* bildet mithin unstreitig die »couche vitellogène« VAN DER STRICHTS und ebenso die »couche palléale« von VAN BAMBEKE und die »Mantelschicht« LEYDIGS.

Die »couche vitellogène« wurde auch bei anderen Tieren gesehen. Es würde mich zu weit führen, alle diesbezüglichen Untersuchungen hier darzustellen und ich beschränke mich darauf, die Namen der Forscher, die sich mit der Wachstumsperiode der Eizelle befaßten, anzuführen.

So sieht VAN DER STRICHT (a. a. O.) die »couche mitochondriale« bei Arachniden, GIARDINA (34) bei Insekten, D'HOLLANDER (a. a. O.) bei den Vögeln, LAMS (61) bei den Fischen, usw.

Auch bei den Amphibien wurde die »couche vitellogène« beobachtet.

Zu erwähnen sind noch die Forschungen von LAMS (a. a. O.), der die Entwicklung von »couche mitochondriale« bei *Rana temporaria* studiert hat.

JÖRGENSEN (a. a. O.) schließt bei *Proteus* das Vorhandensein der vitellogenen Substanz aus; wie ich es aus seinen Abbildungen und den früheren Beobachtungen SCHMIDTS (a. a. O.) schließen kann, ist jenes früher erwähnte »stark gefärbte, dicht faserig-fädig erscheinende Plasma« eben die »couche vitellogène« VAN DER STRICHTS.

SCHMIDT interessiert sich für die weiteren Schicksale jenes Ringes nicht; hingegen nimmt JÖRGENSEN dessen vollständige Assimilation in Ooplasma an, wie aus folgendem Zitat hervorgeht: »Nach Abbau und Assimilation der Deutoplasmaschollen findet sich um den Kern eine annähernd gleichmäßig dicke Zone tiefrot gefärbten, faserigen Plasmas vor,

die die Breite der früheren Dotterzone besitzt.« Und weiter: »Nach der Assimilationsphase ist das Eiplasma in ganzer Ausdehnung vollkommen gleichartig gebaut.«

Es ist schwer anzunehmen, daß ein Gebilde von gleichem Aussehen wie die »couche vitellogène« bei *Proteus* und *Triton* bei einem Tiere (*Proteus*) in der Regel gänzlich assimiliert werden und bei einem anderen (*Triton*) die Muttersubstanz für eine ganze Reihe von Substanzen bilden sollte. Auf Grund meiner Untersuchungen, in denen ich zu ähnlichen Beobachtungen komme wie Lams in seiner Arbeit über *Rana*, muß ich die Forschungen Schmidts und Jörgensens als unvollständig bezeichnen.

Die beiden Forscher hatten es nur mit einer Phase der Entwicklung von »couche mitochondriale« zu tun und ihre weiteren Schicksale entgingen offenbar ihrer Aufmerksamkeit.

Ich bin einverstanden mit Jörgensen, wenn er behauptet, daß die »couche vitellogène« die Gestalt jener »gleichmäßig dicken Zone tiefrot gefärbten, faserigen Plasmas« annehmen kann, dies konnte ich auch beim *Triton* finden, wenn die »couche vitellogène« mehr aus eiweißhaltigen als aus fettartigen Substanzen besteht. Gegen die völlige Assimilation, welche für das Leben der Zelle bedeutungslos sein sollte, spricht jedoch eine ganze Reihe von Präparaten. — Darin widerspreche ich aber Jörgensen (a. a. O.) nicht, daß jene glatten, in der »couche vitellogène« sichtbaren Fäden, ein während der Fettassimilation entstehendes Übergangsprodukt bilden können, wenn man bedenkt, daß sich an der Assimilation des Fettes eben Substanzen dieser Art beteiligen. Ich erinnere hier wenigstens an die von Jörgensen (a. a. O.) beim *Proteus* beschriebenen »Plasmawürste«; auch eigene Wahrnehmungen belehren mich, daß die »couche vitellogène« bei geringer Fettmenge mehr faserigeren Bau zeigt.

Indem ich die Tatsache konstatiere, daß die Fettmenge in der »couche vitellogène« fortwährend schwankt, daß sich das eine Mal Fette darin bilden können und unter anderen mir nicht näher bekannten Umständen assimiliert werden, muß ich, van der Stricht und seiner Schule folgend, der »couche vitellogène« eine hervorragende Rolle im Leben der Eizelle zuschreiben. Sie bildet das Zentrum des Stoffwechsels in den jüngsten Keimzellen, wo die produzierten Substanzen, zuerst in der Nachbarschaft des Kernes, das Vorratsmaterial für den sich später bildenden Dotter sind. Darin bestärken mich die vor kurzem gemachten Beobachtungen Jörgensens (52) an einer ganzen Reihe von Keimstöcken verschiedener Tiere. Der Forscher konstatiert in den Eiern das Vorhandensein einer Substanz, die er Ergastoplasma nennt und welche, wie es die Bilder, besonders von *Tinca vulgaris* veranschaulichen, durch ihre Lage

und ihren Bau der »couche vitellogène« VAN DER STRICHTS entsprechen. JÖRGENSEN (a. a. O.) nimmt ein ununterbrochenes, autonomisches Wachsen dieser ergastoplasmatischen Substanzen an, welche die »Muttersubstanzen« der künftigen Dotterplättchen sind.

Das Vorhandensein dieser sich fortwährend verändernden Substanzen ist mit dem unaufhörlichen Stoffwechsel der Zelle verbunden. Diese Körner, Fäden usw. muß ich wegen ihrer fortwährenden Veränderungen als Produkte des Stoffwechsels betrachten. Dieser Stoffwechsel der Eizelle muß das Ooplasma mit solchen Substanzen, welche später dem sich bildenden Dotter nötig sind, versehen, und dafür spricht auch der Umstand, daß sich der letztere nur in solchen Zellen bilden kann, die in einem gewissen Entwicklungsstadium stehen.

Daher trifft auch die von JÖRGENSEN (a. a. O.) bei *Proteus* beobachtete Erscheinung: »daß es bei unseren Objekten überhaupt keine vitellogenen Substanzen gibt«, bei den Oocyten von *Triton* nicht zu, ebensowenig wie beim Frosch, wo nach der Angabe von LAMS (a. a. O.) sich in den Keimzellen große Mengen von Mitochondrien bilden, die den BALBIANIschen Kern umgeben und mit dem Dotter in genetischem Zusammenhang stehen.

Bei anderen Tieren finden wir auch vor der Dotterbildung eine große Menge von Mitochondrien, bzw. Chromidien, Pseudochromosomen oder Ergastoplasma. Die Eier erscheinen damit ausgefüllt bei den Cnidarien (SCHAXEL, 99, 100), bei den Echinodermen (BOUIN, 14, SCHAXEL, 98), bei den Würmern (HEMPELMANN, 41, ROMEIS, 93), bei den Mollusken (HENSCHEN, 43, POPOFF, a. a. O., LAMS, 63, JÖRGENSEN, a. a. O.), bei den Arthropoden (HENSCHEN, 50, VAN DER STRICHT, a. a. O., MOROFF, 80, VAN BAMBEKE, a. a. O.), bei den Tunicaten (SCHAXEL, 97, LOYEZ, 68), bei den Vertebraten (VAN DER STRICHT, a. a. O., RUSSO, 94, 95, 96, LOYEZ, a. a. O., D'HOLLANDER, a. a. O., MEVES, 77, TSCHASCHIN, a. a. O., LAMS, 61, 62, 63, BENDA, a. a. O., JÖRGENSEN, 52, MONTEROSSO, 78, SONNENBRODT, 104 und andere).

Es ist bekannt, daß sowohl in den somatischen Zellen als auch in den Keimzellen verschiedene Substanzen unter dem Namen: Mitochondrien, Chondriomiten, Chondriokonten, Ergastoplasma, Pseudochromosomen, Plasmosomen, Eklektosomen, Chromidien usw. beschrieben wurden[1]).

Über Ursprung dieser Elemente wissen wir, daß man ihre Genese entweder im Plasma suchen muß, in diesem Falle sprechen wir von Plasmo-

[1]) Die einschlägige Literatur ist ausführlich in den Werken PRENANTS (88) und DUESBERGS (27) bearbeitet worden.

somen bzw. Plastosomen, oder daß sie das ausgewanderte Chromatin des Kerns bilden, das in vielen Fällen verändert ist, und wir haben es mit Chromidien zu tun.

So nehmen die Gebrüder Bouin (14, 15) die Entstehung ergastoplasmatischer Fäden aus dem Reticulum des Plasmas an. Diese Fäden werden von den Forschern mit dem Ergastoplasma Garniers und dem »Plasma supérieur« Prenants identifiziert.

Arnold (2, 3, 4), der sich der »Plasmosomen-Granula-Lehre« anschließt, nimmt die durch Wachsen hervorgerufene Veränderung der Mikrosomen des Cytoplasmas in Granula an. »Die Mazerationspräparate insbesondere lehren, daß Plasmosomen und Granula an dem Aufbau solcher Fäden, Fibrillenarten und Netzfiguren beteiligt sind. Aus der Unmöglichkeit, aus konservierten Objekten Granula in den Fäden nachzuweisen, darf noch nicht gefolgert werden, daß sie solche nicht enthalten.«

Benda (a. a. O.) zählt, da er von den Fadenkörnern spricht, dieselben nicht zu den Sekretgranula, sondern betrachtet sie als »eigentliche Formbestandteile der Zelle, die die Plasmosomen Arnolds sind.«

Die möglichen Analogien und Homologien der verschiedenen, färbbaren Plasmaelemente findet man ferner in den Arbeiten von Arnold (a. a. O.), Bouin (17), Benda (8, 10), Duesberg (a. a. O.), d'Hollander (a. a. O.), Hoven (45), Lams (a. a. O.), Meves (76), Prenant (88), Regaud (92), van der Stricht (a. a. O.), Weigl (a. a. O.) usw.

Wie schon erwähnt, beweisen die Beobachtungen vieler Forscher die nukleäre Abstammung der basophilen Substanzen des Ooplasmas. Man findet dies schon in den Arbeiten Leydigs (a. a. O.), Korschelts (59) und Bambekes (a. a. O.) festgestellt.

Henschen (a. a. O.) leitet die Pseudochromosomen aus dem Kern ab.

Goldschmidt (36, 37, 38) zählt alle oben angeführten Gebilde, als vom Kern abstammend, zum Chromidialapparat, denn »durch diese Vorstellung werden vor allem die Verhältnisse der Metazoenzelle unter einem einfachen und einheitlichen Gesichtspunkt betrachtet, was unserer Ansicht nach der Sache förderlicher ist, als wenn, wie es die Histologen vorziehen, jedes Körnchen, das sich mit irgend einer Farbe schön färben läßt als besonderer Begriff mit gesondertem Namen streng von jedem anderen Körnchen getrennt wird, ein Verfahren, welches zwar vorsichtig ist, das Verständnis der Zelle aber in keiner Richtung fördert.«

Die Herkunft der Mitochondrien aus dem Kern und daher ihre Bezeichnung als Chromidien nehmen Kemnitz (55), Moroff (79, 80, 81), Jörgensen (49), Popoff (86, 87), Schaxel (a. a. O., Kinetochromidia), Szilly (106) und andere an.

Popoff (a. a. O.) zählt hierher auch den Apparato reticolare, was jedoch den Beobachtungen Weigls (a. a. O.) widerspricht.

Es entsteht nun die Frage, ob auch bei *Triton* Bilder vorkommen, welche für den Austritt der basischen Substanzen (Chromatin-Chromidien) sprechen würden.

Die einzige Substanz, welche in geformter Gestalt den Kern verläßt, sind die Nukleolen.

Es ist bekannt, daß die Wanderung der Nukleolen nicht von allen Forschern bestätigt wird; ausgeschlossen wird sie bei den Amphibien von Carnoy und Lebrun (a. a. O.), Born (a. a. O.), Jörgensen (a. a. O.) und bei den Fischen von Maréchal (a. a. O.).

An dem von mir durchforschten Material ist es mir gelungen, diesen Prozeß mit voller Genauigkeit zu verfolgen. Daher muß ich in dieser Hinsicht die Forschungen Kohlbrugges (57) und Loyez (a. a. O.) über die Reptilien, Vejdovskys (a. a. O.) über die Würmer, Henneguys (42) über verschiedene Tiere, sowie Woltereck (a. a. O.) über die Ostracoden und anderer bestätigen.

Ich muß demnach die so oft in Zweifel gezogene Mitteilung Ficks (32) bezüglich der Amphibien, als durch keine Abbildungen erläutert, bestätigen. Er sagt nämlich: »In früheren Stadien wandern übrigens Nukleolen auch in den Dotter aus, es besteht also offenbar zwischen dem Kern und dem Zellkörper ein reger Stoffaustausch. Die sogenannte Kernmembran scheint einem solchen gar nicht im Wege zu stehen.«

Die Wanderung der Nukleolen beim *Triton* kann von den jüngsten Stadien der Zelle, vom Augenblick ihrer Bildung an, stattfinden. Die ausgewanderten Keimflecke liegen in dem Teil des Plasmas, welches den Kern umgibt, manche von ihnen sind von einem hellen Raum umgeben; ihre oft bedeutende Entfernung vom Kern sowie ihr an Schnittserien konstatiertes Vorhandensein schließt unbedingt aus, daß ich es hier mit oberflächlichen Schnitten oder Abrutschungen des etwa stumpf gewordenen Rasiermessers zu tun hätte.

Das normale Aussehen der Zellen schließt alle pathologischen Zustände solcher Zellen aus; gelang es doch Leydig (a. a. O.) diesen Prozeß ganz genau auch an lebendem Material zu verfolgen.

Obwohl dieser Prozeß, den man Nukleolisation des Plasmas nennen könnte, auch im Stadium der größten Entwicklung der »couche vitellogène« stattfindet, ist es mir nicht gelungen, einen morphologischen Zusammenhang zwischen den Nukleolen und den Substanzen der »couche vitellogène« nachzuweisen. Diese Tatsache spricht dafür, daß die Rolle der Nukleolen in dieser Hinsicht nur eine vermittelnde sein kann. Nach

längerem Verbleiben im Plasma färben sie sich nicht mehr intensiv, verblassen und unterliegen einer Assimilation durch das Plasma, sie verschwinden spurlos.

Auch von einem Übergang der Chromidien aus dem Kern ins Plasma kann in den Eiern von *Triton* nicht die Rede sein. Die Forscher, welche die Chromidien in den Keimzellen beschrieben haben, weisen ein morphologisches Kontinuum und einen Zusammenhang zwischen dem Inhalt des Kerns und dem Chromatin außerhalb desselben nach, indem sie auf den Zusammenhang hindeuten, welcher zwischen den Veränderungen des Kerns und des Plasmas besteht. — Beim *Triton* findet eine Kongruenz dieser Art nicht immer statt. Denn, obwohl der Begriff Chromatin nicht mit einem definierten Körper von chemischen und physischen Eigenschaften verbunden ist, gelang es mir an meinen Präparaten nicht, ein morphologisches Kontinuum zwischen jenen sich basisch färbenden Substanzen des Kernes, (welche wir gewöhnlich als Chromatin, im Gegensatz zu Linin bzw. Karyoplasma bezeichnen), und den färbbaren Plasmaelementen nachzuweisen.

Doch fehlt also ein Kriterium, auf welches sich SCHAXEL (a. a. O.) beruft, wenn er sagt: »Als Chromatin wird ein Kontinuum von Erscheinungen verfolgt, und mit bestimmten Mitteln ergibt sich der Verlauf von biologischen Geschehnissen, an denen, wenn sie einmal als solche festgestellt sind, Physik und Chemie sich versuchen mögen.«

Wenn der Ring, der den Kern des Oocyten vom *Triton* umgibt, Chromatin wäre, und zwar aus dem Kern ausgewandertes Chromatin, so müßte ich, wenn ich auch von der Färbbarkeit jener Substanzen absehe, bei ihrer kolossalen Entwicklung doch Anhäufungen von Chromatin im Kern an jenen Stellen, wo jener Ring den Kern umgibt, wahrnehmen; indessen sehe ich nichts davon. Im Gegenteil, der Kern solcher Zellen enthält Karyoplasma in bedeutender Menge, welches, im Gegensatz zu jenem mit HEIDENHAINS Hämatoxylin färbbaren Ring, sich mit Eosin oder anderen sauren Farbstoffen färbt; aber von einem morphologischen Kontinuum des perinukleären Ringes mit der Substanz der Chromosomen des Kerns kann nicht die Rede sein.

Sagt doch SCHAXEL (a. a. O.): »Es wird das extranukleäre Chromatin sich ganz anders chemisch und physikalisch ausweisen als die Stoffe der Chromosomen einer Mitose oder eines chromatischen Nukleolus.« — Da ich jedoch keine Bilder eines Zusammenhangs des Chromatins im Kern des Oocyten vom *Triton* mit den Gebilden, die im Plasma liegen, sehe, habe ich nicht das Recht, die letzteren als ausgewandertes, verändertes Chromatin zu betrachten, außer wenn ich, wie es MOROFF (a. a. O.) tut,

das Bestehen von farblosen Chromidien annehme, die außerhalb der Grenzen des Kernes wieder die Fähigkeit sich zu färben erlangen.

Übrigens, warum sollte nur der Kern eine so kolossale Arbeit in dem vegetativen Leben der Zelle haben, warum sollte das Plasma weniger tätig sein?

Das von SCHAXEL (a. a. O.) beobachtete Auswandern des Chromatins aus dem Kern wurde nicht von allen Forschern bestätigt. Ich erinnere mich hier an die letzte Arbeit JÖRGENSENS (a. a. O.), durch welche dieses Phänomen nicht bestätigt wird.

Zu einem ähnlichen Ergebnis, wie SCHAXEL in seinen Forschungen hinsichtlich des Vorhandenseins von Chromatinkörnern in den Eiern der Echinodermen, kommt in seiner neuesten Arbeit VAN HERWERDEN (44). Er bestätigt auf dem Wege der Nuklease die Forschungsresultate MASSINGS über das Vorhandensein der Nukleinsäure in den Oocyten und nimmt an, daß sie eben in den zahlreichen Chromatinkörnern enthalten ist, die im Plasma liegen und die auch an lebendem Material festgestellt werden können. Ihre Abstammung aus dem Kern muß man jedoch höchstens auf dem Wege der Diffusion annehmen, wie HERWERDEN meint, indem er sagt: »Diese Körner, welche sich ebenfalls in der lebenden Zelle beobachten lassen, stammen möglicherweise aus dem Kerne her, obwohl wir einen direkten Beweis für diese Auffassung noch keineswegs als geliefert betrachten.«

Sogar die Topographie des Ringes in der Nachbarschaft des Kerns berechtigt mich nicht zur Annahme seiner unmittelbaren Abstammung aus dem Kerne; sie gibt uns nur den absolut sicheren Gedanken ein, daß der Kern an der Bildung dieser Substanzen mithilft, wie es aber geschieht, wissen wir nicht.

Das Chromatin als solches tritt in Gestalt von Chromidien nicht aus dem Kern der Oocyten vom *Triton* heraus. — Es kann in Form von Nukleolen heraustreten; diese unterliegen jedoch, indem sie ihre Färbbarkeit einbüßen, gleichsam der Auflösung und Aufsaugung durch das Plasma.

Den tätigen Anteil des Kernes bestreite ich nicht im geringsten, da hierfür auch die Veränderung seiner chemischen Zusammensetzung sowie das enorme Wachstum und andere Tatsachen sprechen, was ich weiter ausführen werde.

Es erübrigt jetzt noch, die weiteren Schicksale dieser Plasmastrukturen und das Problem ihres Anteils an der Deutoplasmabildung zu beschreiben.

V. Die Bildung des Deutoplasmas.

Über die Bildung des Deutoplasmas in den Eiern der Amphibien wissen wir wenig. — In älteren Arbeiten befassen sich die Forscher vor allem mit dem Kern, den Veränderungen der Morphologie des Idiochromatins, welches nach ihrer Ansicht hier angehäuft ist. Sie beschränken sich auf kurze Andeutungen, was die Dotterbildung anbetrifft, welche z. B. nach der Ansicht von Lubosch (a. a. O.) sogar schädlichen Einfluß auf die Erbmasse haben soll. Etwas ausführlicher beschreiben die Bildung der Dotterplättchen Carnoy und Lebrun (a. a. O.). Doch können ihre Angaben heute schon keinen wissenschaftlichen Wert mehr beanspruchen, weil sie annehmen, daß sich die Dotterplättchen aus der in den Plasma-Vakuolen enthaltenen Mutterlauge herauskristallisieren. Diese Vakuolen sind von Plättchen umgeben, die, wie wir sehen werden, Höhlungen nach dem in Alkohol und Chloroform ausgespülten Fett sind. Wie wir jedoch wissen, gehören zu den Bestandteilen des Deutoplasmas von Amphibieneiern ebensowohl Fett als auch die Dotterplättchen, (von eiweißhaltiger Natur), die man nach allen Fixierungen sehen kann. Das Vorhandensein dieses Fettes, welches sich fast gleichzeitig mit den Dotterplättchen bildet, wurde von den älteren Forschern gar nicht berücksichtigt. Es ist ein Verdienst Jörgensens, (und zwar erst vom Jahre 1910), welcher zuerst auf das Fett aufmerksam macht, das sich in ganz normalen Eizellen des *Proteus* zeigt. Hierdurch werden alle Theorien von der Ableitung des Dotters aus den Vakuolen (Carnoy, Gurwitsch, Loyez, Dubuisson, Lubosch) hinfällig.

Jörgensen (a. a. O.) gibt beim *Proteus* an, daß an der Peripherie des Eies Fettkugeln und Eiweißkörner im Plasma im Stadium des »großen Wachstums« und einer »Homogenisierung« erscheinen. Seine Forschungen sind jedoch hinsichtlich der Deutoplasmabildung unvollständig, was man schon aus folgenden Worten entnehmen kann: »Da uns die letzten Stadien der Dotterbildung fehlen, können wir nicht darüber entscheiden, ob die Eiweißplättchen nur eine Vorstufe des definitiv aufgespeicherten Eiweißmaterials sind, wie wir dies bei den Fetttropfen sahen, oder nicht. Sie könnten ja schließlich ebenso wie die Fetttropfen vollständig verflüssigt werden, so daß sie nur ein intermediäres Stoffwechselprodukt der definitiven, eiweißhaltigen Reservesubstanz darstellen.«

1. Die plasmatischen Strukturen, 2. der Dotterkern, 3. die Follikelzellen und 4. der Kern des Oocyten sind die vier in Betracht kommenden Elemente, welche an der Dotterbildung in der Eizelle tätigen Anteil haben können. Ich werde mich daher mit diesen Faktoren befassen, um dar-

zustellen, ob und welche Rolle sie bei der Dotterbildung im Oocyten des *Tritons* spielen.

a) **Die weiteren Schicksale des perinukleären Ringes.**

Wie erwähnt, erscheinen in dem perinukleären Ringe Streifen von anfangs dichterem Bau, welche sich gut mit Heidenhains Hämatoxylin, sehr stark nach der Mischung Zenkers und etwas weniger intensiv nach den Osmiumsäuremischungen, (da sie hier eine bräunliche Schattierung zeigen (Fig. 56, Taf. XXIX). färben. — Jene Streifen, welche sich bald in gut sichtbare Bälkchen verwandeln, anastomosieren miteinander und sind aus einer Menge von Fäden (Chondriomitenbündeln und Chondriokonten) und Körnern (Mitochondrien) zusammengesetzt, die oft in einer mehr homogenen, sich durch intensivere Färbung von dem sie umgebenden Plasma abhebenden Substanz eingebettet sind. Diese homogene Substanz, die besonders in den weiteren Entwicklungsstadien des Oocyten sichtbar ist, werde ich im Gegensatz zu den allerkleinsten Körnern (Mitochondria) und Fäden (Chondriomiten und Chondriokonten) auch wegen ihrer anderen Eigenschaften, von welchen in der Folge die Rede sein wird, als Ergastoplasma bezeichnen.

Die anfangs sich ganz deutlich abhebenden Grenzen der endoplasmatischen »couche vitellogène« verlieren sich in dem sie umgebenden Plasma, der perinukleäre Ring entsendet Fortsätze gegen die Peripherie des Oocyten und seine Bälkchen (»amas ou boyaux vitellogènes«) breiten sich über das ganze Ovoplasma aus. — Der perinukleäre Ring breitet sich über das ganze Ei aus (Fig. 55, 57, 59, Taf. XXIX), und so wird das ganze Ei mit seinen Substanzen, deren Ausbreitung in der Zeit des maximalen Wachstums der Eizelle vor sich geht, ausgefüllt. Darum kann auch von einer »Homogenisierung« des Plasmas in dieser Periode keine Rede sein.

Diese Substanzen färben sich auch mit Fuchsin nach der Methode Altmanns; mit Kristalviolett nach der Methode Bendas und sehr schöne Resultate gibt die Mischung Oppels (Methylgrün, Eosin, saures Fuchsin). Mit anderen Färbungsmitteln erhalte ich jedoch auch in diesen Stadien niemals so schöne Bilder, wie mit Heidenhains und Weigerts Hämatoxylin.

Wenn die Objekte nach der Methode von Sjövall oder Kopsch fixiert wurden, so färbten sich diese Substanzen mit Osmiumsäure. In den Eiern dieser Staden erhielt ich ein deutlich sichtbares Netz, welches man aber auch nach anderen Fixierungsflüssigkeiten erhalten kann. Es kann daher sein, daß es irgendwelche lezithinähnliche Substanzen sind, deren Vorhandensein sich in diesen Stadien nach gewöhnlichen Methoden

nachweisen läßt. — Zu diesen Untersuchungen eignet sich die Methode SJÖVALLS und KOPSCHS nicht, da dieselbe eine Schwärzung, sowohl der Mitochondrien als auch des »Apparato riticolare«, des Fettes und anderer Substanzen bewirkt, was mich jedoch nicht zur Identifizierung dieser Gebilde berechtigt, wie schon aus den Untersuchungen WEIGLS (a. a. O.) hervorgeht.

Ein ununterbrochenes, morphologisches Kontinuum der Kernsubstanz mit jenen Substanzen, welche sich im ganzen Ei in Form eines Netzes ausgebreitet haben, konnte ich auch in diesen Stadien nicht nachweisen, und den völligen Mangel eines solchen Zusammenhangs veranschaulichen die späteren Stadien, wo die ergastoplasmatischen Substanzen einer teilweisen Assimilation in der Umgebung des Kerns unterliegen, offenbar zu gunsten der sich an der Peripherie der Zelle entwickelnden Massen. — Daher zeigt das Plasma in der Umgebung des Kerns, im Stadium des größten Wachstums der Zelle, im Vergleich zu den an der Peripherie liegenden Teilen ein mehr einförmiges Aussehen, obwohl es nicht ganz frei von Körnern (Mitochondrien) und anderen färbbaren Plasmaelementen ist. Dies gestattet in diesen Stadien der Keimzelle gleichsam zwei Schichten zu unterscheiden: die äußere, wo der intensivste Stoffwechsel stattfindet, und die innere, in der Nachbarschaft des Kerns mit einer viel geringeren Menge von Ergastoplasma, obwohl dieses hier manchmal auch ganz fehlen kann. Eine aktive Tätigkeit kann auch in diesem perinukleären Teil der Zelle nicht bestritten werden. Es kann auch jetzt die Fett-Synthese in der unmittelbaren Nähe des Kerns vor sich gehen; niemals aber in solcher Menge, wie in den früheren Stadien.

Die Fettbildung in der Umgebung des Keimbläschens kann in allen möglichen Stadien der Entwicklung des Oocyten stattfinden, sogar in den Zellen, in welchen schon die Dotterbildung von der Peripherie an eingesetzt hat, und das oft sichtbar werdende, fadenförmige Aussehen des Plasmas in der Nachbarschaft des Kerns beweist im Falle, wenn Fett vollkommen in dem perinukleären Teile des Plasmas fehlt, daß dessen Assimilation hier auch jetzt stattfinden kann. — Beim *Triton* läßt sich (was die Zeit der Fettbildung in der Umgebung des Kerns betrifft), eine solche Regel, wie beim *Proteus* (JÖRGENSEN, a. a. O.) nicht aufstellen. — Die Fettbildung im Ei des Tritons kann während der ganzen Lebensdauer der Zelle vor sich gehen, freilich in wechselnder Menge, was in Fig. 45, 53, 60, Taf. XXIX mit Oocyten verschiedener Größe veranschaulicht wird. Das beweisen auch die Ansammlungen von Fett in der Umgebung des Kerns in den Oocyten der Stadien, in welchen sich schon der Dotter in der Nachbarschaft des Kerns bildet. — Sicher ist nur, daß das um den

Kern herum entstehende Fett nichts gemein hat mit demjenigen, das sich im Umkreis der Zelle zur Zeit der Dotterbildung zeigt. (In Hinsicht auf die Genese.)

Ähnlich wie bei *Proteus* und *Rana* kann man auch in den Oocyten des Tritons ganz deutlich zwei Zonen sehen; eine innere, die »Ooplasmazone« und eine äußere, die »Deutoplasmazone«. Die Differenzierung des Ovoplasmas in diese zwei Zonen beim *Triton* ist in ihren Anfängen an Fig. 61, Taf. XXX zu sehen. —

In den nun folgenden Stadien bildet sich eine echte »couche mitochondriale ou exoplasme« an der Peripherie der Eizelle (Fig. 62, 63, 64, 65, Taf. XXX). — Das Zentrum des Stoffwechsels, welches anfänglich in der Nähe des Kerns lokalisiert war, wird in die Peripherie der Zelle verlegt. Dies ist vielleicht durch die chemischen Veränderungen des Kernes bedingt, welcher wahrscheinlich seine chemotaktische Wirkung eingebüßt hat. — Einer solchen chemischen Veränderung der Elemente der Zellen begegnet man oft im Leben der Eizelle. So zeigen die Nukleolen der älteren Zellen im Gegensatz zu den jüngeren nach den Mischungen von Osmiumsäure eine geringere Affinität zum Hämatoxylin Heidenhaihs; sie erscheinen durch Osmiumsäure grünlich gefärbt.

Das »Exoplasma«, welches von Lams (a. a. O.) sogar an lebendem Material (Frosch) gesehen wurde, ist aus zahlreichen Chondriomiten und Mitochondrien aufgebaut. Diese liegen oft in irgend einer Substanz, die sich mehr oder weniger deutlich von dem sie umgebenden Plasma abhebt und mehr homogen aussieht. Diese Substanz kann auch gänzlich fehlen oder sich stärker entwickeln, wobei man das Verschwinden der Chondriomiten verfolgen kann. Offenbar entstehen infolge ihrer Verschmelzung Gebilde von mehr homogenem Charakter (Fig. 62, 64, 65, 66, Taf. XXX) als Ergastoplasma.

Diese netzbildenden, mit Mitochondrien und Chondriomiten beladenen Bälkchen (»amas vitellogènes«), welche, wie schon erwähnt wurde, sich im Ooplasma verbreitet haben, werden an der Peripherie des Oocyten in der Zeit, wo sich »Exoplasma« bildet, breiter, dicker, scheinen Haufen zu bilden und oft bei gleichzeitigem Verschwinden von Chondriomiten dichter zu erscheinen. — Solche Gebilde verdienen den Namen Ergastoplasma vollkommen. — Ihre Färbung und ihr von den Chondriomiten und Mitochondrien verschiedenes Aussehen bestätigt, daß es ergastoplasmatische Gebilde sind, besonders wenn man bedenkt, daß ihr Aussehen und ihre Eigenschaften den Kriterien, welche Regaud und Mavas (a. a. O.) für das Ergastoplasma angeben, entsprechen.

Dieses Ergastoplasma macht den Eindruck verdichteten Plasmas

(Fig. 66, Taf. XXX), seine basische Färbung unterliegt keinem Zweifel, obwohl es sich blässer mit Eisenhämatoxylin als die Mitochondrien und Chondriomiten färbt. Der Unterschied zeigt sich im verschiedentlichen Verhalten bei der Färbung nach der Methode Bendas, nach welcher sich die ergastoplasmatischen Substanzen violett, die Mitochondrien himmelblau färben. — Im Gegensatz zu den Chondriomiten und Mitochondrien kann man es ganz deutlich nach allen Fixierungsflüssigkeiten sehen, besonders schön nach der Mischung Bouins und der von Formol mit Sublimat. — Genetisch läßt sich dasselbe von den Substanzen, welche in gewissem Entwicklungsstadium das ganze Ooplasma ausfüllen, ableiten. — Ausgeschlossen erscheint hier die Annahme, daß wir hier mit einem Artefakt oder einem anormalen Zustand der Zelle zu tun hätten. Wollten wir eine solche Eventualität, z. B. die Kontraktion des Plasmas annehmen, so müßten wir auch die Existenz des Dotterkerns, der in vivo gesehen wurde, als eines normalen Gebildes ausschließen, denn dieser ist doch, wie wir es in einer anderen Arbeit behandeln werden, in seiner Anlage auch eine ergastoplasmatische Substanz. Wir müßten den Wert aller Fixierungsflüssigkeiten, ob warm oder kalt angewendet, in Frage stellen, wir müßten ferner mit der Annahme, daß solche Gebilde Degenerationserscheinungen der Zelle sind, auch zugeben, daß die Bildung des Dotters von Degenerationserscheinungen begleitet wird, umso mehr, da es mir gelang, bei der weiteren Entwicklung dieser Substanz ihre hervorragende Rolle bei der Dotterbildung zu verfolgen.

Das Ergastoplasma kann nicht nur in der Zeit der Bildung von »Exoplasma« erscheinen, ihre Existenz neben den Mitochondrien und Chondriomiten konnte ich in den jüngsten Eizellen in der »couche vitellogène« verfolgen. — Die ergastoplasmatischen Substanzen können nicht mit den Chondriomiten und Mitochondrien identifiziert werden, obwohl der genetische Zusammenhang sich unzweifelhaft nachweisen, sowie auch die Bildung der allerkleinsten, sich stark mit Eisenhämatoxylin färbenden Körnchen (Mitochondrien) inmitten des Ergastoplasmas (Fig. 65, Taf. XXX) verfolgen läßt; dies sehen wir auch mit einer Deutlichkeit, die jeden Zweifel ausschließt, beim Dotterkern sowie auch in degenerierenden jüngsten Keimzellen, wo die Mitochondrien in einem gleichsam verdichteten Teil des Plasmas, der sich an dem Kern befindet und eben das Ergastoplasma ist, liegen (Fig. 33 u. 38, Taf. XXVIII).

Daß nun bald das Ergastoplasma, bald wiederum die Mitochondrien in der Eizelle vorwiegen, hängt von biologischen uns nicht näher bekannten Bedingungen ab, denn wie man weiß, verändert sich die Beschaffenheit des Plasmas besonders durch äußere Faktoren; einen Beweis

in dieser Hinsicht haben die Experimente Russos (a. a. O.) mit Ernährung der Säugetiere mit Lezithin erbracht.

Bei den Tritonen, die einige Zeit in der Gefangenschaft gehalten wurden, konnte ich beobachten, daß das Ooplasma an Ergastoplasma reicher wird, und daß seine Menge ungeheuer zunimmt, ohne daß aber es sich in irgend eine andere Substanz weiter verwandelt. Daß wir es hier mit Bildern von kranken Zellen zu tun haben, erkennen wir schon an dem Kern selbst (Fig. 58, Taf. XXIX), welcher das typische Aussehen eines der Hyperchromasie unterliegenden Kernes hat. Ein sich färbendes Enchylem hat er nicht, und sein Inneres ist mit Klumpen von unregelmäßiger Gestalt ausgefüllt, welche sich gierig mit Heidenhains Hämatoxylin färben und keine Struktur zeigen. — An manchen Stellen scheinen sich diese Klumpen aufzulösen, aber die davon herrührenden Substanzen färben sich in den weiteren Entwicklungsstadien mit Heidenhains Hämatoxylin, bzw. mit Ehrlichs Hämatoxylin. Wir sehen gar keine Nukleolen und diese verschwinden doch nie ganz aus den Kernen der Keimzellen im Stadium ihres starken Wachstums, höchstens unmittelbar vor der Bildung von Richtungskörpern. Im Plasma solcher Zellen sehen wir ein grobes Netz, wie anastomosierende Schnüre, die sich basisch färben und an der Peripherie chromatische Verdichtungen bilden. Wir begegnen hier der Erscheinung der Hyperchromasie, sowohl des Plasmas, als auch des Kerns. Solche Zellen gehen zugrunde im Gegensatz zu den Zellen mit ergastoplasmatischen Substanzen an der Peripherie (Fig. 62, 63, 64, 66, Taf. XXX). Die basischen Substanzen der letzteren verwandeln sich, wenn sie eine gewisse Stufe der Entwicklung erreicht haben, in Substanzen, die zur Dotterbildung nötig sind. — Möglich ist nur eine Anhäufung dieser von der Zelle benötigten Substanzen nur bis zu einem gewissen Grade. Wenn dann nicht eine Umwandlung platzgreift, sondern die Menge weiter wächst, so hat dieser Zustand Vergiftungserscheinungen in der Zelle zur Folge: es ergeben sich daraus Bilder, wie sie dem in Fig. 58, Taf. XXIX dargestellten ähnlich sind.

Der Bildung des Dotters bei den Amphibien geht eine Ansammlung von Ergastoplasmasubstanz an der Peripherie der Zelle voran, sowie auch von Chondriomiten und Mitochondrien, welche gleichsam einen geschlossenen Ring bilden (Fig. 62, 63, 64, 65, Taf. XXX).

Ebenso wie die Mitochondrien und die Chondriomiten ist aber auch das Ergastoplasma, wenn auch nur mittelbar, an der Bildung des Deutoplasmas beteiligt. Nachdem sich der Dotter gebildet hat, sind diese Substanzen nur in sehr spärlichen Mengen vorhanden. Ich konnte ganz genau den Anteil des Ergastoplasmas bei der Dotterbildung verfolgen. —

Im Innern des früher fast homogen aussehenden Ergastoplasmas (Fig. 66, Taf. XXX) entstehen kleine Körnchen (Fig. 65), welche sich gieriger mit HEIDENHAINS Hämatoxylin färben, als das Ergastoplasma selbst. Diese Körner, die den Mitochondrien anderer Forscher entsprechen, wachsen, schwellen an, ihre Mitte wird heller; es sind die jüngsten Dotterplättchen, die durch Apposition wachsen.

Der Dotterbildung geht jedoch immer Fettbildung voraus. Die kleinsten Fettgranula erscheinen zuerst als einzelne Kügelchen (Fig. 66, Taf. XXX), oder noch häufiger in kleinere oder größere Ansammlungen gruppiert (Fig. 65). Durch den Zusammenfluß der kleineren Fettkörnchen entstehen die Fettkugeln.

Der hellgelbe, bzw. schwarze Farbton des Fettes hängt von der Menge der Oleinsäure (MULON, a. a. O.) sowie auch davon ab, ob die Präparate nach Fixierung in FLEMMINGS Mischung lange in 70%igem Alkohol verweilten oder durch Pyrogallol geleitet wurden, in welchem Falle die Fettkugeln sich viel dunkler, ja sogar ganz schwarz färben.

Die kleinsten Fettkörner lassen sich von den neben ihnen sich bildenden kleinsten Eiweißplättchen leicht unterscheiden. Sie lassen sich nach den gewöhnlichen Methoden nicht fixieren. Während jedoch die plättchenbildenden Körner schnell wachsen, bald die winzigen Fettkörner an Größe übertreffen und in späteren Stadien in Alkohol und Chloroform unlösbar sind, lassen die sich bildenden Fettkörner, indem sie sich auflösen, Löcher in Gestalt von Vakuolen zurück, was CARNOY und LEBRUN (a. a. O.) veranlaßte, jene schöne Theorie von der Dotterbildung aufzustellen: »Or les albumines ont un pouvoir osmotique considérable; c'est principalement à cette propriété qu'il faut attribuer la prémière apparition des vacuoles dans l'enhylème. — Cet afflux d'eau paraît nécessaire à la formation des enclaves vitellines«, und weiter »Or nous connaissons les produits de l'hydrolise de la nucléine et des nucléo-albumines du noyau; les albumines se détachent et l'acide nucléinique est mis en liberté. Celui-ci en perdant ses bases, se transforme en acide paranucléinique. Or, l'acide de noyau soit avant, soit après s'être débarassé des bases xanthiniques, passe par osmose à travers la membrane nucléaire et diffuse dans le cytoplasme. Dans les plaques formatrices il rencontre les globullines de réserve imbibées d'eau et se combine avec elles pour former la paranucléine d'abord, la vitelline ensuite.«

Diese, wenn auch recht hübsche Theorie muß angesichts der Tatsachen ganz in sich zusammenfallen; denn jenes Wasser ist das ausgespülte Fett und jene »plaques formatrices« sind ergastoplasmatische Anhäufungen, welche nur bei fast vollständiger Entfärbung der Präparate so aussehen, wie sie CARNOY beim Salamander zeichnet.

Ich bestreite jedoch nicht, daß das Wasser nicht in die Eizelle eindringt. — Wie die chemischen Forschungen über die Eier der Blindschleiche (Sommer und Wetzel, 103) lehren, stellt sich die Analyse der Wassermenge anders dar, als dies aus den Forschungen Carnoys hervorgeht, nach welchen die Wassermenge beständig wachsen und mithin die Zahl der Vakuolen zunehmen müßte. — Da ich vermute, daß die Massenverhältnisse beim Triton wenigstens annähernd die gleichen sind, führe ich dies an. Die jüngsten Eier der Blindschleiche enthalten 81% Wasser, diese Zahl wächst bis 90%. Dieses Stadium fällt in die Zeit des größten Wachstums der Eizelle. Von hier an beginnt die ständige Abnahme der Wassermenge bis zu 48%, infolge gewaltiger Anhäufung von Fett und Substanzen, die in Alkohol löslich sind. Diese große Menge Fett, die sich in einer ganzen Menge von Vakuolen nach solchen Fixierungsflüssigkeiten wie die Mischungen Bouins, Zenkers usw. zeigt, darf uns nicht wundern; denn sie nimmt prozentuell, was die Menge der Substanzen anbelangt, die zweite Stelle ein, was mit der Verminderung der Wassermenge in der Eizelle zusammenhängt.

Die Anlagen der Dotterplättchen findet man rings um die Vakuolen (ausgespültes Fett) angeordnet, sie üben auf die wachsenden Fettanhäufungen einen Druck aus; der Dotter wird verdrängt, welcher daher, wie es oft scheint, einen gewissen Nutzen für seine Entwicklung aus dem Fett zu ziehen scheint; ich muß jedoch bemerken, daß ich Bilder, die diese Annahme bestätigten, nicht gesehen habe, und halte mithin die Fettbildung nur für einen Begleitprozeß der Dotterbildung. Ein diesbezügliches Bild zeigt Fig. 67, Taf. XXX: zahlreiche Vakuolen erscheinen nach Ausspülung des Fettes von Plättchen umgeben, die sich in immer größerer Menge von der Peripherie aus bilden und das Ooplasma wie mit einem Ringe umgeben, dem ein Fettring vorgelagert ist.

Wie schon erwähnt, werden die Eiweißplättchen als allerkleinste, kaum sichtbare, mit Eisenhämatoxylin gefärbte Körnchen angelegt. Diese winzigen Körnchen entsprechen den Mitochondrien bei den Tunikaten (Loyez, a. a. O.) und bei den Säugetieren (Russo, a. a. O.)[1]. — In dem weiteren Wachstum nehmen die winzigen kugeligen Körnchen eine elliptisch ausgezogene Form an.

Die wachsenden Dotterplättchen unterliegen in ihrer Entwicklung chemischen Veränderungen, was sich nur bis zu einem gewissen Grade

[1]) Jene winzigen Körner, die sich, wie bei den Säugetieren, mit Kristallviolett färben, sind nach der Ansicht Russos Lipoidalkörner, denn ihre Menge wächst bei Fütterung der Tiere mit Lecithin. Experimentelle Versuche beim *Triton* habe ich jedoch nicht gemacht.

durch Färbung nachweisen läßt. Die Dotterplättchen zeigen, wie man weiß, eine ausgesprochene Affinität zu Heidenhains Hämatoxylin. Wenn nun die Präparate längere Zeit in Eisen-Ammoniakalaun differenziert werden, so fällt die äußerst merkwürdige Erscheinung auf, daß wir eine Differenzierung und gänzliche Entfärbung zuerst an den größten Plättchen wahrnehmen, während die kleinsten, sogar nach langer Differenzierung noch schwarz gefärbt bleiben. Diese Tatsache fällt, nach der Mischung Flemmings und Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin von selbst auf. Die so zu sagen reifen Dotterplättchen, die sich am schnellsten bei Differenzierung mit Alaun entfärben[1]), bleiben grünlich von Osmiumsäure, im Gegensatz zu den kleinen Plättchen. Es existieren hier verschiedene Übergänge, die mit der Größe der Plättchen verbunden sind. Ich hatte z. B. Präparate, an denen man nach Zenkers Mischung, ziemlich langer Differenzierung in Alaun, nach Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin und dann mit Eosin ganz deutlich die älteren Plättchen, und zwar die dem Zentrum der Zelle näherliegenden, mit Eosin gefärbten und die an der Peripherie liegenden, kleineren, schwarzen wahrnehmen konnte.

Diese chemische Veränderung der sich bildenden Dotterplättchen läßt sich noch besser bei der Färbung nach der Methode Bendas verfolgen. — Die mit Kristallviolett blau gefärbten Mitochondrien unterliegen schnell der Veränderung, sie schwellen an, ihre Mitte wird heller und färbt sich dunkelrosarot, mit violetter Schattierung. Jene in Rosafarbe leuchtenden Keime verlängern sich und geben durch Wachsen ein definitives Plättchen, welches sich mit Alizarin nicht mehr rosarot färbt, sondern gelb mit schwacher, rosiger Schattierung.

Die entstehenden Dotterplättchen werden nicht assimiliert, sie bilden einen definitiven Bestandteil des Deutoplasmas zugleich mit dem Fett, dessen Vakuolisation, so wie sie Jörgensen (a. a. O.) beim *Proteus* angibt, ich nicht gesehen habe. Beim *Triton* findet eine »Verflüssigung« des Fettes nicht statt. — Das Plasma der Eizelle verwandelt sich in Fett und Dotter, welcher sich, wie es scheint, noch an der Peripherie der schon ganz mit Dotter angefüllten Zellen bildet, was ich aus dem Vorhandensein von ergastoplasmatischen Substanzen und kleinen Dotterkügelchen an jener Stelle schließe. Die Umwandlung des Inhaltes der Oocyten in Dotter sieht man an Präparaten, wo die einzelnen plasmatischen mit zahlreichen eingelagerten Körnern Bälkchen sich in Dotterkügelchen verwandeln, was an die von Schaxel (*Hydrozoa*, 1911) beschriebenen Erscheinungen erinnert.

---

[1]) Wenn man die Präparate mit Eisenhämatoxylin färbte.

Die Färbung der Dotterplättchen belehrt uns, wie verschieden sich die Farbstoffe hinsichtlich der Färbung derselben Substanzen verhalten. Der Dotter färbt sich, wie wir gesehen haben, mit Alizarin, HEIDENHAINS Hämatoxylin, Eosin, Orange, Safranin, und doch trotz seiner Affinität zu HEIDENHAINS Hämatoxylin und Safranin, also zu Farbstoffen, welche allgemein für basische gelten, ferner auch noch mit sauren Farbstoffen wie Eosin und Orange.

Ich sehe mich also veranlaßt zu bemerken, daß man angesichts des Verhaltens der Substanzen den Farbstoffen gegenüber nur bis zu einem gewissen Grade von ihrem Chemismus sprechen kann. Einige Farbstoffe könnte man, dem Gedanken von KEMNITZ (a. a. O.) folgend, eher für Indikatoren zur Entdeckung von sauren Ionen, als für Reagentien für die verschiedenen chemischen Substanzen halten. Als ein solcher, vortrefflicher Indikator eignet sich vorzüglich die Methode des gleichzeitigen Färbens mit zwei Farbstoffen, die als eine Mischung im entsprechenden Verhältnis angewandt werden, z. B. Hämatoxylin und Eosin oder Wasserblau und Eosin.

Diese Farbstoffe gebrauchte ich, um eine Änderung der Reaktion des Plasmas während des Oocytenwachstums nachzuweisen, wie sie besonders schön bei der Dotterbildung hervortritt. BOUINS Mischung und Formol eignen sich zu dieser Untersuchung am besten. Wie schon oben bemerkt wurde, zeigt das Plasma der jüngsten Keimzellen Affinität zu sauren Farbstoffen. Bald nach der Desorganisation der Chromosomen tritt hierin eine Änderung ein, indem es Affinität zu basischen und im Stadium der Dotterbildung wieder Affinität zu sauren Farbstoffen zeigt, was schon bei solchen Färbungen wie Hämatoxylin und Eosin oder Hämatoxylin und Orange zu sehen ist. Offenbar haben wir es hier mit sekundärer Achromasie des Oocyten zu tun, auf welche SCHAXEL (a. a. O.) aufmerksam macht. Beim Färben mit Safranin oder HEIDENHAINS Hämatoxylin ist diese sekundäre Achromasie nicht zu bemerken.

b) Dotterkern.

In der Zeit, wo die Dotterplättchen an der Peripherie des Oocyten erscheinen (die jüngsten liegen meist peripher), können sie sich auch in den dem Keimbläschen näher liegenden Teilen bilden, und zwar wird ihre Entstehung durch ein Gebilde, welches von früheren Forschern als »Dotterkern« oder »BALBIANIscher Kern« beschrieben wurde, bedingt. Diesen Punkt will ich in einer anderen Arbeit behandeln.

c) Die Follikelzellen.

Der dritte wichtige Faktor, welcher sich an der Dotterbildung beteiligen kann, sind die Follikelzellen.

Bei den Arthropoden können sie eine tätige Rolle spielen, indem sie Nährmaterial produzieren und es dem Oocyten liefern. (»Nutrimentäres Eiwachstum«). — Das Vorhandensein solcher Nährzellen steht, wie aus den Forschungen Jörgensens (a. a. O.) hervorgeht, im Zusammenhang mit der Größe und der Struktur des Keimbläschens, welches im Falle des »nutrimentären Eiwachstums« viel einfachere Verhältnisse zeigt, da die Kerne der Nährzellen dem Keimbläschen seine Arbeit zum großen Teil abnehmen. — Wenn man die Keimstöcke verschiedener Tiere untersucht, so läßt sich feststellen, daß die Ausbildung der Nährvorrichtungen (eine einzige Nährzelle, oder mehrere Nährzellen, abortive Eizellen, Follikelzellen, Nähr- und Follikelzellen gleichzeitig) keinerlei Gesetzmäßigkeit in ihrem Verhältnis zu dem betreffenden Tierspezies oder Tierstamm, dem das Ei angehört, zeigt.

Unter den Wirbeltieren haben nur die Reptilien eine gut ausgebildete Nährvorrichtung; die Follikelzellen sind bei diesen Tieren weitgehend differenziert, so daß wir unter ihnen kleine, große und mittlere unterscheiden, welche die Ernährung des Eies besorgen. Auch bei den Säugetieren (Regaud et Policard, 91) beobachten wir große Veränderungen in diesen Zellen, was als Beweis für ihre lebhafte Tätigkeit dienen kann. — Dagegen fehlen in den Eiern der Amphibien gut ausgebildete Nährvorrichtungen; vorhanden sind Follikelzellen, die aber keine sich morphologisch nachweisbaren Nährstoffe in das Ei sezernieren und daher den Namen der Nährzellen sensu stricto nicht verdienen. Die Eizelle besorgt die Sekretion der Deutoplasmasubstanzen selbst und es ist über die Rolle der Follikelzellen beim *Triton* nicht viel zu sagen.

Wenn das Ei das Stadium des starken Wachstums erreicht, so wird es von ihnen umringt und ihre Aufgabe ist es, einerseits den Oocyten zu schützen, und anderseits, ihn an der Wand des Keimstockes, der einen Sack vorstellt, zu befestigen. Da das Ei beständig wächst, werden diese Zellen flach, so daß ihr Plasma kaum eine dünne Schicht bildet, welche dem Oolemma dicht anliegt und die gerade deshalb, weil sie so dünn ist, leichter ihre Aufgabe als Dialysator für die von außen in das Ei strömenden Substanzen genügen kann.

Die Grenzen der Follikelzellen sind nicht immer leicht zu erkennen. — Sie teilen sich oft mitotisch (Fig. 69, 70, Taf. XXX). — In ihrem Plasma sieht man nach Flemmings Mischung eine Menge mit Osmiumsäure schwarz gefärbter Kügelchen (Fig. 69), sowie auch winzige mit Eisenhämatoxylin färbbare Körner, deren Vorhandensein ich auch nach Zenkers Mischung konstatierte (Fig. 70). Die größeren Fettkugeln sind oft von bedeutend kleineren umgeben, die mit ihnen zu größeren Fettkugeln zusammen-

fließen (Fig. 69). — Zweifellos findet in den Follikelzellen die Fettsynthese statt, und zwar am häufigsten in der nächsten Nähe des Kernes, welcher gewöhnlich von einem Fettring umgeben ist.

Die Kerne der Follikelzellen sind reich an Basichromatin. Alle basischen Farbstoffe färben stark das Kernchromatin; daß es eine bedeutende Menge von Nukleinsäure enthält, ersehe ich daraus, daß es von Methylgrün in allen Kombinationen grün gefärbt und von Pepsin nicht verdaut wird, wie aus den von mir gemachten Versuchen hervorgeht.

Eine Bestätigung für die Untätigkeit der Follikelzellen bei der Deutoplasmabildung beim *Triton* finde ich in dem außerordentlichen Wachstum des Keimbläschens mit reichlicher Entwicklung der chromosomalen Substanz, ein funktionelles, durch intensive Arbeit des Kernes hervorgerufenes Wachstum; es genügt die Größe der Keimbläschen in verschiedenen Stadien (Fig. 45, 47, 49, 51. 59, 71, Taf. XXIX u. XXX), die in gleicher Vergrößerung abgebildet sind, zu vergleichen. — Einen weiteren Beweis hierfür findet man in der außerordentlich komplizierten Struktur des Keimbläschens im Gegensatz zu den Eikernen nutrimentärer Eier, die völlig der komplizierten Metamorphosen des Chromatins entbehren.

Obwohl das Plasma der Follikelzellen viel Fett enthält, ist es mir nicht gelungen, den Übergang des Fettes aus dem Plasma dieser Zellen in den Oocyten, morphologisch nachzuweisen.

Beim *Proteus* (Jörgensen, a. a. O.) enthalten die Follikelzellen, wie auch das sie umgebende Bindegewebe, auch zahlreiche Fettkügelchen. Jörgensen nimmt an, daß die umliegenden Zellen Fett synthesieren, und dieses gelangt, indem es sich vorher in Fettsäure und Glyzerin spaltet, in die Eizelle, wo wieder die Synthese erfolgt. Die Spaltung des Fettes wird durch das Oolemma, welches Lipasen enthält, so wie Zona radiata, welche katalytische Bedeutung hat, bewerkstelligt. Für diese recht wahrscheinliche Annahme lassen sich zwar keine positiven Anhaltspunkte sowohl beim *Triton* als auch beim *Proteus* anführen. jedoch die Fett-Synthese in den Follikelzellen unterliegt keinem Zweifel.

Beim *Triton* bilden die Follikelzellen eine Art Dialisator.

Einige von ihnen, welche pyknotisch degenerieren, können vom Ei aufgesogen werden, da jedoch solche Bilder nur sporadisch auftreten, so ist diese Ernährungsweise der Eizelle nicht als Regel zu betrachten. Das Eindringen einer größeren Menge von Zellen in das Ei ist ein Zeichen der Degeneration des Oocyten. In letztem Fall wird derselbe durch die umliegenden Zellen aufgezehrt, was besonders, wie Perez (85) nachweist, beim Hungern des Tieres vorkommt. Diese umliegenden Zellen werden zylinderförmig und bekommen die Gestalt von Drüsenzellen, indem sie

den Dotter in Fett verwandeln. Mit dieser Frage habe ich mich nicht beschäftigt.

Besondere Beachtung verdient der Umstand, daß sich das Karyoplasma der Follikelzellen verschiedenartig färbt, und zwar ebenso beim Färben mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin, wie auch bei der Doppelfärbung mit HEIDENHAIN-Orange (Fig. 70, Taf. XXX). — Die Ursache einer so verschiedenartigen Färbung des Karyoplasmas der Follikelzellen in Schattierungen von gelb bis dunkelblau (Fig. 70) liegt wahrscheinlich in der verschiedenartigen Konzentration des Kernsaftes.

Die Vakuolen, die oft rings um die Follikelzellenkerne liegen, sind durch Ausspülung des Fettes in Alkohol und Chloroform entstandene leere Räume. Um die Vakuolen herum sieht man (Fig. 70) einen von HEIDENHAINS Hämatoxylin gefärbten Ring; es ist der äußerste Teil des Fettkügelchens, welches in fettlöslichem Reagens wegen starken Gehalts an Eiweißsubstanz unlöslich ist.

Die Grenzen der Follikelzellen sind manchmal (Fig. 70) ganz deutlich zu sehen wegen der Zwischenräume, die, weil die Oocyten gut fixiert sind, nicht von schlechter Fixierung herrühren können. Es sind dies vielleicht Kanälchen, die zwischen diesen Zellen entstehen können, so daß auf diesem Wege eine größere Menge von Nährsubstanzen von außen in die Eizelle zufließen kann. Das Vorhandensein einer solchen Art von Kanälen läßt sich selbst nicht an allen Präparaten eines Objektträgers konstatieren.

Eine größere Anzahl von Chondriomiten bzw. ergastoplasmatischen Bildungen in den Follikelzellen, wie es bei anderen Tieren vorkommen kann (LOYEZ, 66), habe ich nie bemerkt.

d) Das Keimbläschen vor und während der Bildung des Deutoplasmas und theoretische Nachträge.

Während des gleichzeitigen Wachstums der Eizelle, der Bildung einer ungeheuren Menge von Ergastoplasmasubstanzen, Fett und Mitochondrien gehen im Kern des Amphibieneies Veränderungen vor sich, über die man nicht hinweggehen kann.

Ich habe nun nicht die Absicht, mich mit einer eingehenden Beschreibung des Baues und der Struktur des Kerns in der Zeit des »großen Wachstums« zu befassen, und verweise auf die Arbeiten BORNS (a. a. O.), CARNOYS (a. a. O.) und LEBRUNS (a. a. O.), LUBOSCHS (a. a. O.), JÖRGENSENS (a. a. O.), die durch eine eingehende Behandlung dieser Frage einander die Forschungen in dieser Richtung vervollständigen.

Die Kerne der Oocyten von Amphibien im Stadium des großen Wachstums der Eizelle, die sich durch einen sehr komplizierten Bau und durch

ihr Aussehen sehr von den Oocytenkernen der Säugetiere und der niedrigeren Tiere unterscheiden, erregten stets die Aufmerksamkeit der Forscher.

Mit dem Oocytenkern des Tritons allein befaßten sich vier Forscher: Born (a. a. O.), Carnoy und Lebrun (a. a. O.) und Lubosch (a. a. O.).

Es liegt mir also fern, mich z. B. bei der Struktur der Chromosomen, welche bei den Amphibien so verschieden aussehen können, aufzuhalten, da ich die sehr gründlichen Forschungen und Beschreibungen von Carnoy und Lebrun (a. a. O.) oder Jörgensen (a. a. O.) zum großen Teil wiederholen müßte.

Es wird nun im folgenden meine Aufgabe sein, an dem von mir durchforschten Material die mehr theoretischen Streitfragen darzustellen: Ob der Kern des Oocyten tätigen Anteil an der Bildung des Deutoplasmas hat, und zwar auf eine Weise, die sich morphologisch bestätigen läßt, weiter wie sich das Verhältnis der Nukleolen zu den Chromosomen darstellt, ob man von einer ununterbrochenen Fortdauer der Chromosomen (Kontinuität) sprechen kann, ob die Rolle der Nukleolen ausschließlich in der Bildung von Kernchromatin beruht, ob auch die Keimflecke einen Anteil an den vitellogenen Prozessen haben?

Vorerst seien mir einige historische Bemerkungen gestattet.

Es ist bekannt, daß Born (a. a. O.) als erster im Kern des Oocyten von Amphibien Veränderungen bemerkte, welche mit den vegetativen Veränderungen der Zelle im Zusammenhang stehen. Obwohl nun der Forscher über den Anteil des Keimbläschens bei der Vitellogenese nichts Bestimmtes mitteilen kann, so sieht er doch in der Struktur des Oocyten-Kernes der Amphibien eine somatische Struktur, welche durch das Wachsen, die Assimilation und die Dotterbildung bedingt ist. Der Ausdruck für diese individuelle Tätigkeit des Keimbläschens ist: »die feine Verteilung des Chromatins und der Chromatinfadenstränge«, welche den Zweck hat, die Oberfläche des in der Zeit der Vitellogenese tätigen Chromatins zu vergrößern.

Carnoy (a. a. O.), welcher dem Keimbläschen eine große Rolle, sowohl in der Zeit der Bildung von »enclaves vitellines« als auch später zuschreibt, sieht eine gewisse Periodizität im Kern, die sich beständig durch Bildung von sehr konplizierten, ephemeren Figuren wiederholt; die durch Zerfall dieser Gebilde entstehenden Granula (Körner) werden im Kern aufgelöst, gehen aus demselben nur auf dem Wege der Osmose ins Plasma über und liefern das Material für das Deutoplasma.

Lubosch (a. a. O.) bestätigt gewissermaßen die Forschungen Carnoys; er sieht, so wie dieser die »Auflösung der Nukleolen«, welche fädige oder strangartige Strukturen bilden. Er betrachtet aber die Struk-

tur des Kerns als sekundär erworben, um die Erbmasse zu erhalten, die infolge des sich bildendenDotters unter ungünstige Ernährungsbedingungen gestellt ist. Die Dotterbildung bewirkt die Entstehung des Kernstadiums, das wir »Keimbläschen« nennen, und dessen Struktur »eine Folge der Dotterbildung«, nicht aber »eine Ursache« ist. »Die Bildung des Dotters führt die neuen Bedingungen herbei, denen der Kern seine morphologischen Verhältnisse anpaßt« und weiter heißt es: »die Reifungserscheinungen des Keimbläschens sind eine Anpassungserscheinung des Kernes an seine veränderten Lebensbedingungen zum Zwecke der Erhaltung seiner Erbmasse«. — Es besteht eine gewisse Relation zwischen dem Kern und dem Plasma, vor allem steht aber fest: »daß der Kern mehr das ernährungsbedürftige als das ernährende Element der Zelle ist«. Mit diesen Beweisführungen soll die Lage der Nukleolen an der Peripherie des Kerns in Zusammenhang stehen.

Born (a. a. O.) sieht darin die tätige Rolle der Nukleolen bei der Dotterbildung. Carnoy und Lubosch (a. a. O.) konstatierten deren Wachsen und Reifen an der Peripherie des Kernes. Sie nehmen an, daß die Nukleolen aus dem Plasma gewisse Substanzen aufnehmen, um dann das Chromatin des Kernes aus einem amorphen in einen organisierten Zustand überzuführen. Ihre Lage an der Peripherie hat nicht den Zweck, dem Plasma etwas zu geben, sondern zu nehmen. Die Bilder, welche ein Übergehen derselben ins Plasma zeigen, sind Bilder eines krankhaften Zustandes oder einer schlecht fixierten Zelle. — Lubosch (a. a. O.) sagt z. B., daß zum Zweck der Ernährung des Chromatins sich im Kern besondere Elemente ablösen, nach dessen Peripherie streben, von außen neue Stoffe aufnehmen und fügen sie nach bestimmten Umwandlungen dem Chromatin in fädiger Form neu zu. Das Plasma kann nicht vom Kern ernährt werden und die basischen Gebilde, die sich in der Umgebung des Keimbläschens befinden, können zum Kerne hin- und nicht vom Kerne fortstreben. Unter gewissen Verhältnissen kommt es im Cytoplasma zur Abspaltung des nicht organisierten Chromatins, das dem Kerne zugeführt und hier organisiert wird. Aus der ganzen Arbeit von Lubosch (a. a. O.) geht hervor, daß die Nukleolen durch ihre Gegenwart uns die ungünstigen Ernährungsbedingungen des Idiochromatins verraten, welches unter normalen Verhältnissen mit dem Trophochromatin in den Chromosomen verbunden ist; ihre Trennung findet statt, wenn sich die Erbmasse unter ungünstigen Bedingungen befindet.

Da die Arbeit von Jörgensen (a. a. O.) und vorher noch die von Janssens (a. a. O.) in manchen Punkten das Gebäude der theoretischen Ausführungen von Lubosch und Carnoy (a. a. O.) erschüttert haben

und da seither solche Versuche über dieses Material (trotz zahlreicher Zweifel) nicht mit wünschenswerter Gründlichkeit wiederholt wurden, so erscheint es angezeigt auf diese Frage zurückzukommen, und zwar mit der Verwendung des gleichen Materials, über welches CARNOY und LUBOSCH verfügten, als sie ihre Theorien aufbauten.

Vor allem wird es sich darum handeln, ob der Kern des Oocyten irgend welche Kennzeichen mit dem Kern der funktionellen Zellen gemein hat, ob seine ganze Energie nur darauf gerichtet ist, den künftigen Geschlechtern die Erbmasse zu überweisen. — Um diese Frage zu entscheiden, müssen wir die Forschungen der Gelehrten über die Veränderungen des Kernes der Funktionszellen heranziehen, um Vergleiche anstellen zu können.

Zu diesem Zwecke will ich hier wörtlich ein kurzes Resumée dieser Forschungen anführen. Ich finde diese Zusammenfassung in der Arbeit MAZIARSKIS (74): »Le noyau prend part à l'élaboration du produit de sécrétion par l'élimination dans le cytoplasme:

1. Des nucléoles, ou ces corps connus sous le nom de plasmosomes, parasomes, pyrénosomes, corps paranucléaires, corps nucléoides etc. subissent certaines modifications et fournissent le matériel pour la production des grains de sécrétion (GAULE, NUSSBAUM, OGATA, PLATNER, NIKOLAIDES et MELISSINOS, VER EECKE, LAGUESSE, VIGIER, VOM RATH, GALEOTTI, ENGEL, HAMMAR, HENRY, FERRATA et d'autres).

2. de la chromatine nucléaire, qui subit dans le cytoplasme certains changements et se transforme directement dans le produit de sécrétion lui-même ou donne le matériel pour la sécrétion protoplasmique (REGAUD, REGAUD et POLICARD, HOLMGREN, CARLIER, LANOY, MAZIARSKI);

3. Le noyau est lui-même le siège de certains precessus sécrétoires, qui se passent dans son intérieur et qui ont pour but de former aux dépens des substances nucléaires une sorte de prosécrét, qui est ensuite expulsé dans le cytoplasme (Mme. PHYSALIX-PICOT, VIGIER).«

Davon, daß der Kern des Oocyten vom *Triton* die Nukleolen abwirft, habe ich zum Teil schon gesprochen.

In FICKS (a. a. O.) Referat[1]) findet sich nur eine kurze Notiz, daß die Nukleolen aus dem Kern ins Plasma übergehen können. Diese so oft einer strengen Kritik unterzogene Erwähnung FICKS, die mit keiner Zeichnung belegt ist, wird durch meine Beobachtungen bestätigt. — Die Periode der Nukleolisation des Plasmas, welche vor allem nach der Desorganisation des Chromatins stattfindet, wurde offenbar von CARNOY und

[1]) Es handelt sich in diesem Referat um die Keimbläschen von Amphibien.

Lebrun (a. a. O.), Lubosch (a. a. O.), Jörgensen (a. a. O.) und vielen anderen übersehen. Denn diese Forscher verfügten entweder über ein zu geringes Material Lubosch [(a. a. O.) und Jörgensen (a. a. O.)], oder hatten mit bedeutend älteren Oocyten zu tun (Carnoy und Lebrun, a. a. O.), wo sich dieser Prozeß schwerer verfolgen läßt, aber ohne Zweifel stattfindet (Fig 67, Taf. XXX).

In dem mit basischen Farbstoffen sich färbenden Plasma kann man zahlreiche Nukleolen sehen, welche größer sind, als die innerhalb des Kernes liegenden, sie sind offenbar angeschwollen (Fig. 80, Taf. XXX). — Solche Zellen haben ein ganz normales Aussehen, der Kern besitzt oft schön entwickelte Chromosomen (Fig. 67, Taf. XXX), in manchen Zellen beginnt sich, von der Peripherie aus, Deutoplasma zu bilden (Fig. 67, Taf. XXX). — Es kann eine bedeutende Menge von Nukleolen aus dem Keimbläschen ins Plasma übergehen (Fig. 28, 43, 76, 77, 80, Taf. XXVIII—XXX). Manchmal bilden sie hinter der Kernmembran ganze Häufchen (Fig. 28, 76, 77); ihre größere Entfernung vom Kern (Fig. 28, Taf. XXVIII) schließt die Möglichkeit solcher Bilder nur bei tangentiellen Durchschnitten aus. Zur Kontrolle dienen mir übrigens die folgenden Bilder derselben Schnittserie und solche, wie wir sie in Fig. 78, 79, Taf. XXX sehen, wo der ins Plasma übergehende Nukleolus noch mit einem Teil im Kern steckt, was ja, wie genaue Abbildungen zeigen, nicht die Folge von schlechter Fixierung ist.

Auf Grund oben besprochener Präparate kann ich gar nicht zweifeln, daß die Nukleolen in gewissen Stadien der Eizelle ins Plasma übergehen. Eine ganze Anzahl von Bildern, ähnlich den Fig. 28, 43, 45, 47, 48, 56, 59, 67, 76, 77, 78, 79, 80, 81, Taf. XXVIII—XXXI, bestärkte mich in der Überzeugung, daß neben der Osmose auch die geformten Körper (in einem gewissen Lebensmoment der Zelle) den Kern verlassen können. Als Begründung dafür mögen uns die Forschungen über andere Tiere dienen [Henneguy (*Syngnatus*), Woltereck (*Ostracoda*), Will (Amphibien und Käfer), Jörgensen (*Nephelis vulgaris*), Kohlbrugge (Reptilien), Vejdovsky (*Aphrophora*), Loyez (Reptilien), Gelei (*Dendrocoelum lacteum*)] usw.

Kohlbrugge (a. a. O.) und Will (122) nehmen sogar an, daß sich der Dotter aus denselben bilde. Denn nach der Ansicht Wills entsteht aus den zerfallenden Nukleolen an der Peripherie der Zelle eine »periphere Dotterschicht«. — Beim *Triton* kann, wenn wir auch ohne Zweifel die Wanderung der Nukleolen aus dem Kern ins Plasma konstatieren, (im Gegensatz zu Carnoy und Lebrun, Lubosch und Jörgensen, welche diese Art von Bildern auf Pathologie oder schlechte Fixierung zurückführen), von einer unmittelbaren Umwandlung in Dotter oder Dotterkern nicht

die Rede sein; sie schwellen (Fig. 80, Taf. XXX) an, werden assimiliert, was ich in ganz normalen Eiern sehe.

Die Umfangsveränderung der ausgewanderten Nukleolen findet auch in anderen Zellen statt. Maziarski (a. a. O.) macht auf diese Tatsache aufmerksam: »L'augmentation du volume de ces nucléoles émigrés doit être attribué à certains processus, qu'ils subissent dans le cytoplasme«. — Während jedoch die ausgewanderten Nukleolen der somatischen Zellen anschwellen und sich in Absonderungen verwandeln, ist diese Erscheinung in Oocyten ein Zeichen ihres Verschwindens. Sie werden assimiliert und stellen wahrscheinlich ein Material von encymatischer Bedeutung vor.

Die Emission der Nukleolen kann man in Oocyten beobachten, deren Fixierung nichts zu wünschen übrig läßt; von einer Kontraktion des Kerns, zum Zwecke der »Ausstoßung der Nukleolen« kann nicht die Rede sein, wie es Kohlbrugge (a. a. O.) erwähnt. Dieser Forscher hatte es offenbar mit schlecht fixiertem Materiale zu tun, was aus der folgenden Beschreibung hervorgeht: »Die Kernmembran löst sich in das Reticulum auf, und es werden durch die Öffnung (loses Netzwerk) die Nukleolen ausgestoßen, es möchte fast scheinen, als ob sich der Kern dabei zusammenzöge, und auch dadurch der Hohlraum zwischen Kern und Kernmembran vergrößert würde«. — Bilder solcher Art sehe ich an schlecht fixierten Präparaten; denn nie sehe ich in den Zellen einen solchen »Hohlraum«, weder an lebendem Material noch an gut fixierten Präparaten.

Der Übergang der Nukleolen aus dem Kern ins Plasma bedingt kein Reißen oder Wölben der Kernmembran. Es hindert diesen Prozeß nichts, denn die Kernmembran als solche hat nichts damit zu schaffen. Die Forschungen Stauffachers (105) leugnen ihr Bestehen als einer solchen, und Maziarski (a. a. O.) sagt, nachdem er eine ganze Reihe von Präparaten beobachtet hat: »Il nous semble tout à fait injustifié d'admettre une membrane spéciale constituée d'amphypyrénine, donc d'une substance propre, chimiquement différente. Cette membrane nucléaire doit être plutôt cosiderée comme une formation membraniforme et comparée, comme nous l'avons fait dans notre mémoire (a. a. O.) à la membrane artificielle, qui se forme entre deux substances chimiquement différentes et de consistance gélatineuse, qui ne se melangent pas en recontrant.«

Jeder ausgewanderte Nukleolus hebt sich deutlich von dem ihn umgebenden Plasma ab, oft sogar durch einen hellen Raum (Fig. 48, Taf. XXIX), was die Möglichkeit ausschließt, daß wir es hier mit »Gerinnungen« des Plasmas, infolge der Wirkung der Fixierungsflüssigkeit, zu tun hätten. Eine solche Behauptung müßte sich auch auf die Nukleolen anwenden lassen, die im Inneren des Kernes liegen, und diese sehen wir doch auch

ohne Einwirkung des Fixierungsmittels in jeder Zelle, die in vivo beobachtet wird.

Es ist noch ein Fall möglich. — Nach Lubosch (a. a. O.) können die im Plasma intensiver gefärbten Substanzen gleichfalls aus demselben dem Kerne zustreben. — An fixiertem Material ist es zwar schwer, die Richtung gewisser Substanzen zu verfolgen, aber es gibt doch gewisse Anhaltspunkte, um zu entscheiden, ob diese Richtung zentrifugal oder zentripetal ist. — Nehmen wir also z. B. an, daß diese Gebilde dem Kerne zustreben. In diesem Falle sollte man ihre Anlage im Plasma der jüngsten Keimzellen suchen, wo es fast keine Nukleolen im Kerne gibt (z. B. vor dem Bukettstadium), außer winzigen Anlagen an der Peripherie des Kernes. Im Plasma dieser Oocyten fand ich nichts derartiges; die Nukleolen erscheinen im Plasma immer schon geformt und erst nach dem Auftreten der Nukleolen im Kerne. — Dagegen gelang es mir in vielen Fällen, diesen Prozeß zu wiederholten Malen nach den im Kern stattfindenden Veränderungen zu beobachten. — Unter anderen kommt es vor, daß die Nukleolen im Kern der Oocyten in Körner zerfallen; ein diesbezügliches Bild geben die Fig. 74 und 76, Taf. XXX — Neben den großen, an der Peripherie des Kerns liegenden, sich gleichmäßig mit Heidenhains Hämatoxylin färbenden Nukleolen, gibt es solche, die schwach mit Eosin gefärbt sind und Körner enthalten, welche im Augenblick der Assimilation (durch das Karyoplasma) von ihrer eosinophilen Unterlage frei werden, als kleinere Nukleolen (man könnte sie Nukleolenkörner nennen) an der Peripherie des Kerns liegen und schließlich demselben Schicksal wie jene anheimfallen.

Ich konstatiere mit Lubosch (a. a. O.), im Gegensatz zu Carnoy und Lebrun[1]), daß die Nukleolen gleich in Körner zerfallen, ohne vorher Chromosomen zu bilden. Meine Beobachtungen gehen jedoch weiter als diejenigen von Lubosch. Die Körner nukleolärer Abstammung können

[1]) Carnoy und Lebrun schließen einen unmittelbaren Zerfall der Nukleolen und ihre direkte Auflösung aus. »Les nucléoles ne se resorbent pas directement, en pâlissant d'abord pour se dissoudre ensuite.« Sie müssen doch ephemere Gebilde geben, aus welchen erst die Körner entstehen können: »ce sont des figures de résolution, en effet toutes leurs parties nucléiniennes se transforment finalement en une infinité de granules ou de sphérules minuscules, qui émigrent aussitôt vers la periphérie du noyau pour s'y dissoudre ou réformer de nouveaux nucléoles. Cette résolution granuleuse est certaine«. ... »Ceux ci par un procedé vraiment remarquable reconstituent, réorganisent à l'aide du caryoplasme un autre élement sous la forme de nucléoles, qui en s'étalant feront reparaître une forme filamenteuse nouvelle dans le noyau. Tout le reste, c'est à dire la majeure partie de sa masse est vouée à une dissolution définitive et sert de nourriture à l'oeuf.«

nicht nur nach der Auflösung ins Cytoplasma übergehen, sie können direkt in geformter Gestalt, nachdem sie vorher im Kern in noch kleinere zerfallen sind, ausgestoßen werden. Dieser Prozeß ist eben ein Argument dafür, daß die nukleären Gebilde, deren Übergang ich mit voller Genauigkeit verfolgt habe, nicht dem Kern zustreben, sondern sich von demselben entfernen.

Die Stadien dieses Prozesses sehen wir in Fig. 74 und 75, Taf. XXX. In beiden Fällen befindet sich die Nukleolarsubstanz sowohl hinter wie auch vor der Kernmembran. Vorausgegangen ist der Zerfall der älteren Nukleolen im Kern in kleinere, die von gleicher Größe sind, wie die hinter der Kernmembran liegenden. — Die in Fig. 74 und 75 sichtbaren Körnchen können weder Anlagen von Dotterplättchen noch Fettgranula sein, wie wir solche auf Fig. 52, Taf. XXIX sehen. — Solche Präparate wie in Fig. 75 zeigen keine Färbung jener Körner mit Sudan. Es können dies auch nicht Anlagen von Dotterplättchen sein, denn wir haben es mit Oocyten zu tun, in welchen der Dotter sich noch nicht zu bilden angefangen hat. Das basisch gefärbte Plasma der Oocyten des Keimstockes, dessen zwei Zellenstücke die Abbildungen 74 und 75 darstellen, zeigt nur an der Kernmembran Körnchen, und zwar nur in Zellen, in deren Kern man den Zerfall der Nukleolen in Körner sieht.

Was das Austreten des Chromatins aus dem Kern anbelangt, habe ich schon bei der Beschreibung der Veränderungen im Ooplasma von *Triton* bemerkt, daß das Chromatin (also eine basische Substanz) als solche aus dem Kern nicht in Form von Chromidien heraustreten kann, mit Ausnahme der basischen Nukleolen (aber auch die eosinophilen können auf einmal den Kern verlassen). — Obwohl nun viele Forscher Chromidien und Mitochondrien miteinander identifizieren, verstehe ich unter Chromidien basisch sich färbende Substanzen, die unmittelbar aus dem Kern hervorgehen und anfangs mit dem Chromatin desselben verbunden sind. Trotz gewissenhafter Durchsicht der Präparate ist es mir nicht gelungen, solche Substanzen in den Eiern von *Triton* zu entdecken. — Die Mitochondrien, welche man in Ooplasma sieht, entstehen erst im Plasma und wahrscheinlich sowohl aus dem vom Plasma, als auch aus dem vom Kern gelieferten Material.

Ich komme nun zur Besprechung der Sekretionsprozesse, die im Kern selbst stattfinden. Es besteht jedoch ein wesentlicher Unterschied zwischen den Drüsenzellen und den Oocyten. Im Kern des Oocyten sieht man niemals Absonderungen (Sekret) in Dotterform und niemand hat im Kern Dotter, noch irgend eine Substanz gesehen, welche man Prosekret nennen könnte. — Es gehen jedoch im Keimbläschen gewisse Veränderungen vor sich, welche mit der Anhäufung von Dotter-bildenden

Substanzen gleichzeitig verlaufen, was für die Tätigkeit des Kernes spricht. Dieser produziert gewisse Substanzen, die auf dem Wege der Osmose in das Plasma übergehen, was von Carnoy und Lebrun (a. a. O.), Lubosch (a. a. O.), Jörgensen (a. a. O.) und anderen nicht bestritten wird. — Carnoy beobachtet doch eine Auflösung der Granula, in welche die chromosomialen, aus Nukleolen stammenden Gebilde zerfallen, und erklärt dadurch ihre vermittelnde Rolle in diesem Prozeß. — Der Übergang der Substanzen aus dem Kern durch die Osmose unterliegt keinem Zweifel.

Es bestehen jedoch im Kern des Oocyten von *Triton* gewisse Gebilde, auf welche sowohl Born (a. a. O.) als auch Lubosch (a. a. O.) aufmerksam gemacht haben und welche ihnen rätselhaft erscheinen. Diese Gebilde sind gewisse Teile des Keimbläschens, welche sich infolge einer unbekannten Nukleasenwirkung auflösen, um dann durch Osmose ins Plasma überzugehen. Ich handle hier von den »blassen Flecken« Borns, von welchen Lubosch (a. a. O.) sagt: »Diese Flecke sind im Querschnitt kreisrund; sie nehmen fast gar keine Farbe an und übertreffen in ihrer Größe oft die größten Nukleolen.« Da Lubosch keine entsprechenden Bilder hatte, konnte er nichts Bestimmtes sagen.

Es ist mir an meinen Präparaten gelungen, die Entwicklung jener Gebilde von den jüngsten Stadien an zu verfolgen. — Wie wir wissen, können die Nukleolen einer allmählichen Auflösung unterliegen, die zu ihrem gänzlichen Verschwinden führt; sie verlieren die Färbung und es bleibt ein Skelett von einem körnigen Reticulum oft längere Zeit erhalten (Fig. 82, Taf. XXXI). — Solche Gebilde waren für Carnoy und Lebrun (a. a. O.) die Anlagen der sich bildenden Nukleolen. — Wenn wir jedoch berücksichtigen, daß die Ausführungen Carnoys und Lebruns weder von Lubosch[1]) noch von mir bestätigt werden können, so kann man die von Carnoy und Lebrun beschriebene Entstehung der Nukleolen nicht gelten lassen. — Da ich zahlreiche Übergangsbilder besitze, so ist es mir gelungen, genau zu erforschen, daß jene Gebilde nicht Anlagen von Nucleolen, sondern Anlagen der Herde im Kerne sind, welche saure Farbstoffe annehmen und ihren Inhalt ins Plasma ergießen. — Von ihrer Verengerung zum Zwecke der Nukleolenbildung kann nicht die Rede sein, im Gegenteil wir sehen, daß sie außerordentlich stark wachsen. In den Oocyten, in welchen eine intensive Ergastoplasmabildung vor sich geht, gehören solche Bilder durchaus nicht zu den Seltenheiten.

[1]) (1902) »Einige Punkte der Carnoyschen Darstellung hingegen konnte ich an meinem Material nicht bestätigen, so z. B. die Neubildung der Nukleolen aus Körnchen, die sich allmählich mit besonderer Membran umgeben. . . .«

Das Reticulum des ehemaligen Nukleolus (Fig. 83, Taf. XXXI) wird immer deutlicher, bis es ganz aufgelöst wird (Fig. 56, 61, 84, Taf. XXIX bis XXXI). Daraus entsteht eine Vakuole, welche gierig sauren Farbstoff annimmt und die Merkmale von Karyoplasma zeigt. Sie ist von Substanzen in Form eines Ringes umgeben, von Körnchen, die sich zugunsten der Vakuolen auflösen und dadurch ihr Wachsen veranlassen (Fig. 83, 84, Taf. XXXI). Der sich mit sauren Farbstoffen färbende Inhalt der Vakuolen verdient die Bezeichnung »blasse Flecken«, denn er sieht bedeutend heller aus, als die ihn umgebenden Chromosomen und das Karyoplasma mit den eingelagerten Körnern.

Jene oben beschriebenen Gebilde sehe ich nach allen Fixierungsflüssigkeiten, es ist aber ausgeschlossen, daß man es hier mit einer Ausspülung durch ein Reagenz zu tun hat, denn man sieht sie an den mittels Gefriermikrotom hergestellten Schnitten ohne oder nach vorhergehender, halbstündiger Fixierung in Formol.

Die Anzahl solcher Gebilde im Kern eines und desselben Oocyten ist veränderlich, ebenso wie die Form. Im Innern des Kerns gewöhnlich kugelig, werden sie bei Annäherung an die Peripherie des Kernes halbkugelig, sie sind in diesem Fall oft mit ihrer breiteren Grundfläche dem Plasma des Oocyten zugekehrt oder flaschenförmig, wenn die Vakuole größer ist wie in Fig. 81, Taf. XXXI. — Die Veränderung der Form findet offenbar infolge der Veränderung der osmotischen Spannung statt, welche an der Grenze zwischen Plasma und Kern vorhanden ist. Auf dieser Entwicklungsstufe haben diese Gebilde weder mit den Nukleolen, noch mit den Chromosomen etwas gemein. Die Vermehrung ihrer Anzahl in den Präparaten von Oocyten, die eine größere Menge von Mitochondrien und Ergastoplasma zeigen, ihr Vorhandensein in fast jedem Präparate lassen uns in diesen Gebilden Substanzen sehen, die im Kern infolge Auflösung gewisser Teile desselben, wenn auch in sehr kleinen Räumen, durch die Osmose in das Plasma übergehen sollen.

Man darf mit den oben beschriebenen Gebilden (nennen wir sie acidophile Herde) nicht die hellen Höfe verwechseln, welche die Chromosomen umgeben. Diese Höfe färben sich mit keinem Farbstoff und treten in den Kernen der Oocyten vom Bukettstadium an hervor. Sie verschwinden im Laufe der Entwicklung gänzlich, höchstens die Kerne ausgenommen, welche der Hyperchromasie unterliegen (Fig. 58, 72, 73, Taf. XXX und XXX). In letztem Fall ist der ganze Kern von sich basisch färbenden Substanzen ausgefüllt und enthält in weiteren Stadien keine Nukleolen.

Jene hellen Höfe, welche längere Zeit hindurch die Chromosomen des Kerns der jüngsten Keimzellen begleiten, finden sich auch beim

Proteus (Jörgensen, a. a. O.). Sie verschwinden hier ebenfalls, indem sie nach und nach von dem wachsenden Chromatin verdrängt werden. — Die hellen Höfe unterscheiden wir von den acidophilen Herden durch ihre Farblosigkeit. — Die acidophilen Herde könnte man mit jenen vergleichen, welche Moroff bei *Aggregata* sieht. Hier sind sie jedoch farblos und entstehen ebenso wie beim *Triton* in der Zeit der erhöhten Funktion des Kerns.

Außer der Auflösung einer größeren Anzahl von basischen sich im Kern befindlichen Körnern, außer der Bildung einer größeren Menge sich mit sauren Farbstoffen färbenden Enchylems, das aus dem Kern in das Plasma übergeht, (wovon oben die Rede war), zwingen uns die in den Nukleolen vor sich gehenden großen Veränderungen zu der Annahme, daß gerade der Kern der Oocyte die Aufgabe hat, nicht nur die Erbmasse zu erhalten, sondern sich vielmehr am Stoffwechsel zu beteiligen.

Ich werde mich jetzt mit den Nukleolen, ihrem Verhältnis zu den Chromosomen, sowie ihrer Aufgabe im Leben der Keimzellen beschäftigen.

Die entstandenen Nukleolen, welche von den jüngsten Stadien an, fast in der Regel an der Peripherie des Kernes liegen, zeigen bald Veränderungen, welche uns keinen Augenblick im Zweifel lassen, daß wir hier nicht mit Gebilden zu tun haben, die sich in einem Zustande der Ruhe befinden. Denn, wenn sie oft auch keine solchen Veränderungen zeigen, die Carnoy und Lebrun (a. a. O.) mit dem Ausdruck »résolution« bezeichnen, so verrät doch ihr Aussehen eine intensive Tätigkeit. In ihrem Innern erscheinen zahlreiche Vakuolen, was oft zur Entstehung der sogenannten »Kapselnukleolen« von Lubosch führt (Fig. 85, 86, 87, 88, 89, 90, Taf. XXXI).

Ein typisches Bild eines solchen Nukleolus gibt Fig. 85; die Mitte nimmt eine mit Safranin gefärbte Kugel ein, welche die Vakuole einschließt. Das Ganze liegt in einer hellen gefärbten Substanz eingebettet, die sich in einer aus einem basisch gefärbten Ring gebildeten Kapsel befindet.

Die Vakuolisation ist ein charakteristischer Prozeß für die Nukleolen der Oocyten, sie wurde bei den Amphibien von Carnoy und Lebrun (a. a. O.), Lubosch (a. a. O.), Jörgensen (a. a. O.) beobachtet. Diese Forscher betrachten die Nukleolen als Chromatingebilde und beobachteten zu wenig die Art und Weise ihrer Färbung. — Beim Färben mit zwei sauren Farbstoffen, Wasserblau und Eosin, gelang es mir zu konstatieren, daß die Nukleolen des Oocytenkerns bei *Triton* sich diesen Farbstoffen gegenüber charakteristisch verhalten. (Man kann dieses Verhalten auch bei Verwendung anderer Farbstoffe, wenn auch weniger deutlich, beobach-

ten.) Schon von den jüngsten Stadien an sieht man neben den mit Wasserblau sich färbenden Nukleolen auch mit Eosin gefärbte und eine ganze Menge solcher, welchen nach einer Zweifachfärbung von saurem und basischem Farbstoff mit Recht die Bezeichnung »amphinucléoles« zukommt, in ähnlicher Weise wie dies bei den Mollusken, Echinodermen usw. beschrieben wurde. — Die Nukleolen der Amphibien bilden daher in dieser Hinsicht keine Ausnahme, wie es JÖRGENSEN (a. a. O.) im Gegensatz zu KING (1908)[1]) behauptet.

Die Vielfärbigkeit der Nukleolen kann man vor allem an Präparaten beobachten, die mit BOUINS Mischung fixiert sind. Fig. 86, 91, 92, 93. 94, Taf. XXXI) stellen uns einige solcher Nukleolen vor. Einige davon (besonders in jüngeren Oocyten) färben sich einförmig blau mit Wasserblau; andere färben sich mit Eosin, jedoch schwächer im Innern als an der Peripherie (äußerer Ring), wieder andere, mit Wasserblau gefärbte, sind von einem eosingefärbten Ring umgeben; in manchen Nukleolen sehen wir Vakuolen, welche von einem Ring umschlossen sind, der aus einer sich bald mit basischen, bald mit sauren Farbstoffen tingierenden Substanz besteht, während sie selbst einen entweder sich färbenden oder farblosen Inhalt haben. — Manchmal sehe ich blaue Kugeln mit zwei kleineren, intensiver gefärbten. Andere sind typische Amphinukleolen mit einem von basischem Farbstoff stark gefärbten Teil, der sich scharf von mit saurem Farbstoff gefärbten Teile abhebt; wieder andere haben gleichsam Halbmonde, bald rot, bald blau (nach Färbung mit der Mischung von Wasserblau und Eosin) auf ebenfalls blauen oder roten Kugeln. — Wir begegnen auch fäßchenförmigen, mit Eosin gefärbten Nukleolen, die gleichsam von Reifen umgeben sind; diese sind Streifen von einer sich basisch färbenden, vakuolisierten Substanz (Fig. 94, Taf. XXXI). — Es gibt auch Nukleolen von spindelförmiger Gestalt, deren Pole von intensiv mit basischen Farbstoffen gefärbten Kugeln bezeichnet sind, die in einer eosinophilen Substanz liegen. (Ähnliches Fig. 93, Taf. XXXI.) Solche Bilder entstehen durch die Teilung nicht des ganzen Nukleolus, sondern nur eines gewissen Teiles desselben; wir finden da Bilder von Nukleolen, deren von Eosin rotgefärbter Grund das basische Stäbchen enthält. Dieses Stäbchen wird schmäler, teilt sich in zwei Teile, die anfangs nahe beieinander liegen und sich dann trennen (Fig. 93, Taf. XXXI). — Solche Bilder muß man von den sich teilenden Nukleolen unterscheiden, was auch in den Keimbläschen von *Triton* vorkommen kann (Fig. 100, Taf. XXXI). Die Teilung des Nukleolus wird dadurch eingeleitet, daß seine bis dahin

[1]) Diese Arbeit ist mir nur aus dem Referat bekannt.

runde Gestalt sich verlängert; hierauf bildet sich eine Einschnürung, die immer tiefer in den Körper des Nukleolus einschneidet, bis zwei neue Teile entstehen, die sich abrunden und so zwei neue Nukleolen geben (Fig. 100). — Hier teilt sich der ganze Nukleolus; in dem vorher beschriebenen Prozeß nur ein Teil desselben. Ein ähnlicher Prozeß der Nukleolenteilung ist von Maziarski (a. a. O.) in den Kernen der Spinndrüsen von Schmetterlingsraupen beschrieben worden. — Unter den verschiedenen Nukleolen sieht man auch stäbchenförmige mit basophiler Verdickung an einem Ende; diese zeigen alle Farbeübergänge von blau an einem Ende bis rot am anderen[1]). — Es gibt auch solche, welche auf violetter Unterlage eine blaue und eine rote Kugel einschließen.

Unter den mannigfachen Formen der Nukleolen findet man auch Riesennukleolen, wie in Fig. 92, Taf. XXXI: sie sind violett gefärbt, innen liegen gleichsam drei kleinere mit intensiv eosingefärbter Mitte, umgeben von einem hellen Ring, der sich ganz deutlich abhebt. Diese verschiedenen Schattierungen beim Färben mit Wasserblau und Eosin sind keine Launen der Methode. Die Zeichnungen in Fig. 92 und 93, Taf. XXXI stammen alle aus einem Präparate.

Alle oben beschriebenen Bilder sprechen dafür, daß unter den Nukleolen der Keimbläschen des Tritons eine große Anzahl derselben auf Amphinukleolen entfällt, was sich nach allen Färbungsmethoden mehr oder weniger deutlich feststellen läßt, sogar nach Verwendung von Safranin und Lichtgrün (Fig. 94, Taf. XXXI). Diese beiden Farbstoffe, von denen der eine entschieden basisch und der andere entschieden sauer ist, zeigen zwar keine so wirksame Farbenschattierung der Nukleolen wie die Färbemethode mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin, doch färben sie jene Teile der Amphinukleolen sehr scharf, welche entweder ausgesprochen basisch oder sauer sind, so wie die Übergangssubstanzen in der Mittelschattierung zwischen grün und rot. Darum eignet sich auch diese Methode zur Unterscheidung der Nukleolarsubstanz von den Chromosomen als spezifisch nicht, wie es Jörgensen (a. a. O.) behauptet. Übrigens sehe ich oft kleine rote und grüne Nukleolen, welche in einen Amphinukleolus zusammenfließen (Fig. 94, Taf. XXXI).

Das Verhalten der Nukleolen den Farbstoffen gegenüber hat gewiß einen tieferen Grund. — Das Pepsin verhält sich nicht gleichmäßig allen Nukleolen, ja sogar den einzelnen Teilen des Nukleolus gegenüber. So habe ich beobachtet, daß manche Nukleolen von Pepsin vollständig verdaut werden, andere dagegen seiner Wirkung widerstehen, es kommt

[1]) Beim Färben mit der Mischung von Wasserblau und Eosin.

auch vor, daß manchmal sich der Nukleolus fast ganz auflöst und nur gleichsam ein Halbmond zurückbleibt. Es sind dies übrigens ganz ähnliche Bilder, wie sie Jörgensen (52) für eine ganze Reihe von Tieren beschreibt. — Die verschiedene Färbung der Nukleolarsubstanz muß man wohl mit der chemischen Zusammensetzung der Substanzen, die sich eben Pepsin gegenüber verschieden verhalten, in Zusammenhang bringen.

Diese verschiedenartige Färbung der Nukleolarsubstanz läßt sich auch nach der Mischung Bendas bestätigen. Fig. 90, Taf. XXXI stellt uns einen von den Riesennukleolen vor, die sich im Ooeytenkern des Tritons zeigen und zur Kategorie der »Kapselnukleolen« (von Lubosch) gehören. Dunkelbraun gefärbt, zeigen die peripheren Partien Vakuolen, die sehr zart mit Kristallviolett gefärbt sind und in deren Inneren sich Körperchen von rosenroter Farbe (nach sulfalizarinsaurem Natron) finden. Inmitten des Nukleolus liegt eine ungleichmäßig gefärbte Kugel und neben derselben eine kleinere alizarinophile. So ungeheure Nukleolen sehen wir sowohl im Zentrum als auch näher der Peripherie des Kernes und an der Peripherie selbst. Es ist dies, wie es scheint, die äußerste Größe, welche bei den Nukleolen von amphinukleolärem Typus vorkommt, und dennoch sieht man in einem solchen Nukleolus keinen Faden (»ephemere Gebilde«) und keine Erscheinungen, daß man hier von »figures de résolution granuleuse« sprechen könnte. — Solche Nukleolen, wie in Fig. 90, Taf. XXXI, führen nicht zur Bildung von Chromosomen; die in denselben stattfindenden Veränderungen sind identisch mit den in bedeutend kleineren Nukleolen vorkommenden.

Die Größe der Nukleolen ist je nach dem Alter sehr verschieden. — Die Nukleolen wachsen vom Augenblick ihres Entstehens an, ihre Größe kann schon in einem und demselben Kern verschieden sein. Doch zeigen sowohl kleine wie auch große dieselbe oben erwähnte Farbenreaktion; in beiden Arten sehen wir Vakuolen; die länger funktionierenden Nukleolen sind größer, aber sie wachsen nur bis zu einem gewissen Grade. — Offenbar infolge schlechten Stoffwechsels zwischen dem großen Nukleolus und seiner Umgebung geht er (wegen bedeutenderen Umfanges zu der verhältnismäßig kleinen Oberfläche) zugrunde, indem er der Vakuolisation unterliegt (Fig. 87, Taf. XXXI). Der ganze Inhalt des Nukleolus bildet dann eine Menge von Vakuolen, die durch dünne Wände geteilt sind. Diese Wände färben sich ebenso wie der periphere Teil des »Kapselnukleolus«. Jene Kapsel kann dünner werden und endlich zerreißen und dann gelangt der ganze Inhalt des Nukleolus in das Karyoplasma (Fig. 88, 89, Taf. XXXI).

Die Vakuolisation führt nicht immer zum Absterben des Nukleolus; sie ist ja ein Ausdruck des Stoffwechsels des Nukleolus.

Die Mannigfaltigkeit im Aussehen der Nukleolen ist außerordentlich, doch im großen und ganzen wird man bei der Beschreibung das Hauptaugenmerk auf zwei Hauptpunkte richten: 1) Die Vielfärbigkeit der Nukleolarsubstanz, 2) Die Vakuolisation.

Bemerkenswert ist die Beziehung der Nukleolen zu den Chromosomen.

Carnoy und Lebrun (a. a. O.), welche das Entstehen der Nukleolen infolge Wachstums der Körner, die aus dem Zerfall »ephemerer Gebilde« stammen, annehmen, lassen dieselben an die Peripherie des Kernes wandern, die zum Wachsen nötige Stoffe aus dem Plasma aufnehmen, in das Innere des Kerns wandern und Chromosomen bilden.

Es gelang mir nicht, eine solche Periodizität beim *Triton* zu konstatieren; auch Janssens (a. a. O.) konnte eine solche nicht wahrnehmen, ebenso wenig Jörgensen (a. a. O.) beim *Proteus*, King (a. a. O.) bei der Kröte, Maréchal (a. a. O.) bei den Fischen.

Das Basichromatin kann verschiedene morphologische Umwandlungen erfahren; es kann sogar gänzlich aus dem Kern verschwinden und nur die eosinophile Unterlage, oft in Gestalt der ursprünglichen Chromosomen und eosinophiles Karyoplasma zurücklassen (Fig. 49, Taf. XXIX), von welchen die ersteren mehr oder minder deutlich, ja auch ganz undeutlich sind.

Nach diesen kritischen Stadien regeneriert der Kern das Chromatin; diese Regeneration findet stets auf jener eosinophilen Unterlage statt (Linin), und zwar ohne nachweisbare Beteiligung der Nukleolen. Diesen Prozeß veranschaulicht Fig. 50, Taf. XXIX, wo das Chromatin polar regeneriert.

Auch bei der Regeneration des Chromatins liegen die Nukleolen meistens an der Peripherie des Kernes und zeigen keine Beziehung zu den Chromosomen, die in der Periode des großen Wachstums der Eizelle eher eine Affinität zu sauren als zu basischen Farbstoffen haben, im Gegensatz zu den Chromosomen im Leptotän-, Pachytän- oder Bukettstadium. — Wenn ich die Präparate mit solchen Farbstoffen, wie Safranin und Lichtgrün, Böhmers Hämatoxylin und Eosin usw. färbe, so erhalte ich eher mit saurem Farbstoffe gefärbte Chromosomen, daher kann man von Oxychromosomen und Basichromosomen sprechen. Heidenhains Hämatoxylin eignet sich zur Nachweisung der Oxyphilie der Chromosomen nicht. Diese Oxyphilie läßt sich bei Verdauungsversuchen feststellen. — Die Oxychromosomen schwinden momentan, wenn man sie mit Pepsin verdaut; sie enthalten eine minimale Menge oder gar keine Nukleinsäure, was

für den Funktionszustand des Kerns spricht. — Diese sich oft mit sauren Farbstoffen färbenden Chromosomen (Oxychromosomen) stellen das Linin bzw. das Oxychromatin anderer Forscher vor. Daraus folgt, daß das Linin oft komplizierte Strukturen bilden kann. — Eine gewisse Menge basischer Substanz kann diese Lininstrukturen imprägnieren; dieser Prozeß vollzieht sich entweder in Gestalt von Körnern oder als Imbibition mit basischer Flüssigkeit und die Vermehrung der Menge dieser basischen Substanzen bildet das, was wir als Regeneration des Basichromatins bezeichnen.

Der Inhalt des Keimbläschens wird leicht von Pepsin verdaut, offenbar wegen des geringen Gehalts an Nukleinsäure. — Diese geringe Widerstandsfähigkeit gegen Pepsin ist ein charakteristisches Merkmal für die Chromosomen des Oocytenkernes im Stadium des »großen Wachstums«. Beim Färben mit der Mischung Oppels erreichen wir nie ihre Färbung mit Methylgrün, obwohl man sie mit Heidenhains Hämatoxylin, Wasserblau und in anderen Stadien mit Eosin oder anderen sauren Farbstoffen färben kann. Daher ist auch die von Maréchal (a. a. O.) und Jörgensen (a. a. O.) aufgestellte Charakteristik des Chromosoms richtig, welche sagen, daß der Chromosom nicht schlechterdings »une structure chromatique« bildet. Der Chromosom ist nur periodisch eine chromatische Struktur und ich kann nur von einer solchen Periodizität im Kern sprechen. — Die Regeneration des Chromatins vollzieht sich ohne morphologisch nachweisbaren Anteil der Nukleolen, und zwar an der Stelle, wo sich Linin (achromatische Züge) befindet, welches die Gestalt von Chromosomen haben kann. Daher können wir, der Annahme Maréchals (a. a. O.) zufolge, den Chromosom »unité de structure« nennen, und nur in diesem Sinne auf der Fortdauer (Kontinuität) der Chromosomen im wachsenden Oocytenkern bestehen.

In gewissen, mir unbekannten Lebensmomenten der Zelle sind die Nukleolen fähig, Bilder zu geben, die vollkommen Chromosomen imitieren und in Lininsubstanz (achromatische Züge), bzw. in Karyoplasma übergehen. Solche Bilder fielen Carnoy und Lebrun (a. a. O.) auf und bestärkten sie in der Überzeugung, daß die Bildung der Chromosomen nur unter Vermittlung der Nukleolen stattfinden kann. — An den von mir untersuchten Präparaten hat sich herausgestellt, daß eine solche enorme Vermehrung der Nukleolarsubstanz und somit die Vergrößerung ihrer Oberfläche unabhängig von den bestehenden Chromosomen im Kern erfolgt. Eine unbedingt notwendige Vorbedingung für diesen Prozeß bildet ein gänzliches Verschwinden der Chromosomen nicht, wie es Carnoy (a. a. O.) beschreibt. Die Bildung der nukleolaren Chromosomensubstanz

verläuft unabhängig von der Regeneration des Chromatins; in den Oocyten mancher Tiere ganz unsichtbar, in den Eizellen anderer trifft man eine große Anzahl solcher Bilder. — Die Vergrößerung der Nukleolenoberfläche und die Regeneration des Chromatins sind ganz verschiedenartige, voneinander unabhängige Prozesse; als Beweis dafür diene wenigstens das Bukettstadium, wo die Bildung des Chromatins ohne Anteil der Nukleolen, deren Anlagen erst im Bestehen begriffen sind, erfolgt.

Es gibt hingegen Tatsachen, die dafür sprechen, daß die Vermehrung der Nukleolarsubstanz für die Entwicklung des Basichromatins von Chromosomen nicht günstig ist; ich konnte es deutlich in den Kernen der degenerierenden Oocyten beobachten, ich sehe es in den Kernen aus dem Stadium des »großen Wachstums«, wo die Vergrößerung der Zahl der Nukleolen mit der Zeit der Oxyphilie der Chromosomen zusammenfällt, was durch Versuche mit Pepsin bestätigt wird. Nach Abbau des Basichromatins der Chromosomen des Bukettstadiums erscheint eine größere Anzahl von Nukleolen an der Peripherie des Kerns; der Kern verliert aber auch seine frühere Menge von Basichromatin.

Die Hypertrophie der Nukleolarsubstanz ist ein ganz normaler Prozeß; die Eier, in welchen dieser Prozeß stattfindet, entwickeln sich ganz normal, was offenbar durch ihren Stoffwechsel bedingt wird. Wir haben es hier absolut mit keinen »Verklumpungen des Chromatins« zu tun, was Jörgensen (a. a. O.) beim *Proteus* annimmt. Davon überzeugen mich folgende Bilder: Ein Nukleolus von ganz regelmäßiger, gewöhnlich kugeliger Gestalt, welcher weder Vakuolisation noch andere Einschlüsse zeigt, wird unregelmäßig (Fig. 101, Taf. XXXI), er entsendet gleichsam Ausläufer von verschiedenartiger Form, Dicke und Anzahl und vergrößert auf diese Weise seine Oberfläche. Die zahlreich entstehenden Ausläufer tragen zur Bildung von Nukleolen ganz merkwürdiger Formen bei (Fig. 101, Taf. XXXI).

Wenn wir in Betracht ziehen, daß diese Ausläufer außergewöhnlich dünn sein können, so ist es begreiflich, daß es oft unmöglich erscheint, sie auf Bildern, wo sie vom Nukleolenkörper abgeschnitten worden sind, von den Chromosomen zu unterscheiden. — Die Entstehung dieser Gebilde aus Nukleolen (Fig. 101) schließt die Möglichkeit einer Verklumpung des Chromatins, wie es Jörgensen (a. a. O.) annimmt, aus. — Obwohl sie nun nicht die Regeneration des Chromatins, bzw. die Wiederbildung der Chromosomen bezweckt, stellt sie doch den Vermehrungsprozeß der Nukleolarsubstanz vor, so wie es in Oocyten anderer Tiere geschieht [Jörgensen (a. a. O.), Maréchal (a. a. O.), Nusbaum (84)]. — Das weitere Schicksal solcher Nukleolen ist fast stets durch den Zerfall in Körner oder durch die Auflösung bestimmt, wobei wir in demselben heller und dunkler

gefärbte Partien konstatieren (Fig. 76, 101, Taf. XXX u. XXXI). Sie verlieren die Affinität zu Eisen-Hämatoxylin, beginnen sich mit sauren Farbstoffen zu färben und gehen endlich zugrunde. Sie sehen anfangs schattenhaft aus, werden durch das Karyoplasma des Kerns assimiliert und es kann von dort vielleicht irgend ein Teil ihrer Substanz mittelbar in Chromosomen übergehen; eine unmittelbare Umwandlung habe ich, im Gegensatz zu CARNOY und LEBRUN (a. a. O.) und LUBOSCH (a. a. O.), nicht gefunden. — Nicht alle Nukleolen unterliegen einem solchen Schicksal. Der größte Teil von ihnen wird, trotz des riesigen Wachstums vakuolisiert und zeigt keine chromosomalen Strukturen. Auch streben sie nicht dem Zentrum des Kernes zu, wie es aus der von CARNOY und LEBRUN (a. a. O.) dargestellten Periodizität hervorgehen sollte[1]). — Ihr größter Teil zerfällt in Körner oder löst sich auf, und so kann ich eine unmittelbare Beteiligung der Nukleolen an der Bildung der Chromosomen nicht bestätigen.

Die an der Peripherie des Kernes liegenden Nukleolen haben nicht nur den Zweck, dem Plasma Stoffe zur Chromatinbildung zu entnehmen. Die Grundidee von CARNOY und LUBOSCH: »au lieu de donner, ils prennent« muß durch eine andere ersetzt werden, und zwar: »au lieu de prendre, ils donnent«. Denn, obwohl sie von außen durch das Plasma die benötigten Stoffe aufnehmen, verarbeiten sie dieselben dann in ihrem Innern nicht zugunsten der Chromosomen oder der Erbmasse. Ihre Rolle steht mit den vegetativen Prozessen des Oocyten in innigstem Zusammenhang. Sie erscheinen doch, sobald die Zelle zu wachsen beginnt, sie weisen alle Veränderungen der Nukleolen der funktionierenden Drüsenzellen auf, sie verändern ihre chemischen Eigenschaften in der Entwicklungsperiode des Oocyten (JÖRGENSEN, a. a. O.).

Und es gibt noch andere Anhaltspunkte, welche es ausgeschlossen erscheinen lassen, daß die Nukleolen eine ausschließliche Rolle als Ernährer des Kerns und seiner Chromosomen spielen, indem sie Chromatin produzieren: a) Die Nukleolen entstehen doch aus den Chromosomen; b) die Chromosomen des Bukettstadiums erreichen ohne ihre Hilfe ihre maximale Größe. Ihre Anlagen sind in diesem Stadium außerordentlich klein, mithin kann man hier auch nur schwer von ihrer ernährenden Tätigkeit sprechen; c) Der Mangel an Nukleolen begünstigt die Bildung von Basichromatin ungemein; einen Beweis dafür bilden die Kerne, die der Hyperchromasie unterliegen (Fig. 72, Taf. XXX) dort, wo es keine Nukleolen gibt. — Ihre außerordentliche Menge in degenerierenden Zellen

[1]) Die Wanderung nach dem Zentrum des Kernes findet nach der Bildung des Deutoplasmas statt (Fig. 71, Taf. XXX).

bewirkt ein gänzliches Schwinden des Basichromatins im Kern. Die Kerne solcher Zellen beginnen sich vollkommen mit sauren Farbstoffen zu färben und ungeachtet so vieler Nukleolen, von denen einige sehr groß sind, regeneriert das Basichromatin des Kerns in Gestalt von Basichromosomen nicht.

Das Vorhandensein von Nukleolen und Chromosomen ist eine unerläßliche Lebensbedingung der Eizelle, da sonst ein Depressionszustand eintritt; die Nukleolen produzieren offenbar gewisse Fermente, die für die Basizität der Chromosomen ungünstig sind und jene künstliche Oxystruktur hervorbringen.

Die Nukleolen stellen in den Oocyten Laboratorien von Substanzen vor, deren chemische Zusammensetzung unbekannt ist und die vom Kern ins Plasma vermittels des Karyoplasmas und nicht der Chromosomen übergehen können, wofür als Beweis der Zerfall der Nukleolen in Körner, welche sich im Karyoplasma auflösen und verschwinden, dienen kann.

Eine gewisse Menge von Nukleolarsubstanz kann auch vom Kerne (durch die Wanderung der Nukleolen) ins Plasma gelangen.

Merkwürdig ist das Verhalten der Nukleolen der wachsenden Oocyten gegenüber Heidenhains Hämatoxylin. Sie färben sich mit letzterem nach Osmium-Mischungen nur bis zu einem gewissen Grade der Entwicklung. Sie beginnen sich sehr leicht mit Eisen-Ammoniak-Alaun zu entfärben, so wie es mit älteren Dotterplättchen geschieht, welche von Osmiumsäure eine grünliche Färbung annehmen. — In Fig. 98, Taf. XXXI sehen wir einen »Kapselnukleolus«, wo das Innere mit Heidenhains Hämatoxylin und der Ring von Osmiumsäure grünlich gefärbt ist. — Ein analoges Bild dazu bildet Fig. 85, Taf. XXXI, wo auch Safranin den äußeren Ring anders gefärbt hat als das Innere. — Innerhalb des Ringes befinden sich Vakuolen mit schwarzer Umrandung, was entweder von Osmiumsäure oder von Heidenhains Hämatoxylin herrühren kann. Eine Kontrolle für mich sind hier die Bilder, welche man an Präparaten, die aus der Mischung Flemmings hervorgehen und mit Safranin gefärbt sind, sehen kann. Ich sehe darin Nukleolen mit Bläschen, von einer Substanz, welche Osmiumsäure reduziert, dunkel umrahmt (Fig. 95, 96, 97, Taf. XXXI). Solche Bilder verfolgt man in lückenlosen Schnittserien, so daß die Annahme eines eingedrungenen Fremdkörpers ausgeschlossen erscheint. Diese Gebilde haben oft scharfe Konturen (Fig. 99, Taf. XXXI), die an Kristalle erinnern. Die schönsten Präparate habe ich nach der Fixierung mit der von Benda modifizierten Mischung Flemmings und Pyrogallol erhalten. — Obwohl sich das Vorhandensein dieser merkwürdigen Gebilde nicht oft konstatieren läßt, so kann ich sie doch nicht für artifizielle Niederschläge

der Osmiumsäure halten, da mein Material nach der Fixierung in FLEMMINGs Mischung immer 24 Stunden im Wasser gespült wurde. Sollten übrigens solche artifizielle Niederschläge ihren Sitz ausschließlich in den Nukleolen haben, dagegen das Plasma und den Rest des Kernes meiden? — Solche Gebilde in den Nukleolen sind als Stoffwechselprodukte der Keimflecke zu betrachten.

Es ist möglich, daß die dunklere Färbung des Ringes um die Vakuolen der Nukleolen, die so schön beim Doppelfärben mit Wasserblau und Eosin hervortritt (Fig. 91, 92, 93, Taf. XXXI), mit den oben beschriebenen Bildern in Zusammenhang zu bringen sind, jedoch eine entschiedene Antwort auf diese Frage kann ich heute noch nicht geben.

Auf Grund der oben angeführten Tatsachen betrachte ich die Nukleolen des Oocyten vom *Triton* als chemische Laboratorien der mir unbekannten Substanzen, die sich Farbstoffen und Pepsin gegenüber verschieden verhalten und die auch in gewissen Stadien Osmiumsäure reduzieren können. — Die von den Nukleolen produzierten Substanzen sind unentbehrlich für das vegetative Leben der Eizelle, wofür folgende Punkte sprechen: 1. Die Kerne der Oocyten ohne Nukleloen unterliegen der Hyperchromasie; 2. Das Erscheinen der Nukleolen im Augenblick, wo die Keimzelle in die Periode des Wachstums tritt; 3. Die Vermehrung der Nukleolarsubstanz in Zellen mit erhöhter Funktion; 4. Die periphere Lage der Nukleolen in der Periode des großen Wachstums und der Vitellogenese, die Wanderung nach dem Zentrum des Kernes (Fig. 71, Taf. XXX) nach beendigter Dotterbildung; 5. Der Mangel an Nukleolen in der Zeit der Mitose.

VI. Zusammenfassung der Resultate.

Aus den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Tatsachen geht folgendes hervor:

1. Die Oocyten entstehen auch bei reifen Tieren. Sie entwickeln sich aus Epithelzellen, die Nester (Gruppen) bilden, welche die ersten Stadien der Keimzellen im Ovarium reifer Tritonen darstellen. — Diese Epithelzellen (»indifferente Zellen«) liefern nicht nur Oocyten, sondern auch Follikelzellen. — Die Entstehung der Oocyten steht nur mit den Differenzierungsprozessen des Kernchromatins der »indifferenten Zellen« im Zusammenhang, ohne Anteil der Mitose.
2. Die Anzahl der sich bildenden Oocyten ist von mir nicht näher bekannten Ursachen abhängig. Man findet eine große Menge

jüngster Oocyten bei Tieren mit großen Eiern und man sieht oft eine minimale Anzahl derselben bei jungen Tieren, deren Eierstock aus sehr kleinen Eiern zusammengesetzt ist.

3. Die Oocyten vermehren sich durch Mitose nur sporadisch. Ich habe nur ganz wenige Fälle von Mitose in dem ganzen von mir durchsehenen Material bemerkt. — Die Mitose ist in der Entwicklung des Eies nicht unumgänglich nötig.
4. Das Kernchromatin der jüngsten Oocyten macht charakteristische Stadien (Leptotän-, Pachytän-, Bukett-, Diplotän-, Magma- Stadium usw.) durch, im Verlauf deren keine Konjugation der Chromosomen stattfindet. — In den leptotänen und pachytänen Kernen können die Chromosomen eine polare Lage annehmen. — Diese Polarität der leptotänen und pachytänen Stadien zeichnet sich nicht durch die Zusammenballung der Chromosomen zu formloser Masse, sondern durch polare Orientierung der Chromosomen aus. — Die Polarität der Chromosomen ist nicht als Regel zu betrachten und deshalb kann man Kerne mit orientierten Chromosomen (Bukettzustand) von den nicht orientierten (typischen Pachytänkernen) unterscheiden.
5. Die Chromosomen erreichen im Pachytänstadium das Maximum ihrer Stärke, was mit der Bildung des Basichromatins zusammenhängt. Im weiteren Verlaufe werden sie desorganisiert (Zerstäubung oder Auflösung bei anderen Forschern), indem ihre basophile Substanz verschwindet und in eine achromatische Substanz übergeht. — Die Desorganisation der Chromosomen der Pachytänkerne kann nach zwei Typen erfolgen: a) Nach dem ersten Typus zerfallen die Chromosomen direkt in Körner ohne vorhergehende Spaltung. So entstehen »Magma«-Kerne. b) Nach dem zweiten Typus spalten sich die Chromosomen (Diplotän-Kerne bzw. Strepsinema-Stadium). Nach der Desorganisation enthalten die Chromosomen nur wenig oder gar kein Basichromatin. Sie werden von Methylgrün nicht gefärbt und von Pepsin verdaut, was mit ihrem fast nukleinlosem Zustande zusammenhängt.
6. Gleichzeitig mit den chemischen Chromatinveränderungen im Kern entsteht eine größere Zahl von Nukleolen. Ihre Abstammung von den Chromosomen unterliegt keinem Zweifel. Die Nukleolen wachsen, die kleineren können auch zu größeren zusammenfließen und beteiligen sich am Stoffwechsel des Oocyten.
7. Das Pachytänstadium ist, was die chemische Beschaffenheit der Chromosomen anbetrifft, der Mitose ähnlich. In diesem Stadium

findet nie bedeutende Vermehrung von Basichromatin statt. Die pachytänen Kerne enthalten eine minimale Menge sich färbendes Karyoplasmas und das Aussehen ihrer Chromosomen, sowie das Aussehen ihres Plasmas einen Funktionszustand des Kernes ausschließen. was dem Mitose-Stadium ähnlich ist. — Das Pachytänstadium ist ein Zustand, den jede Keimzelle passieren muß, um ihre nötige Menge von Basichromatin und erst dann Nukleolarsubstanz hervorzubringen, da sie sonst der Degeneration (Hypo- und Hyperchromasie) anheimfällt; darum bildet das Pachytänstadium einen Wendepunkt im Leben der Eizelle.

8. Es finden nach der Desorganisation seines Basichromatins im Ooplasma Veränderungen statt, die früher wegen der geringen Tätigkeit des Oocyten nicht in solchem Grade sichtbar waren. — An Stelle der früheren schwach sichtbaren perinukleären Verdichtung des Plasmas jüngster Keimzellen entwickelt sich ein Ring. der die aus dem Keimbläschen ausgewanderten Nukleolen, Körnchen (Mitochondrien), Fäden (Chondriomiten und Chondriokonten), Fettkügelchen und Ergastoplasma enthält. Das Aussehen dieser winzigen Körnchen und Fäden, ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber, ihre weiteren Schicksale und die Vergleichung meiner Befunde mit den Untersuchungen anderer Forscher berechtigt mich, diese Körnchen als Mitochondrien, diese Fäden als Chondriomiten bzw. Chondriokonten anzusehen. — Die Bestandsubstanzen des perinukleären Ringes (»couche vitellogène«, »couche mitochondriale«, »Mantelschicht«, »couche paléale« anderer Forscher) mit Ausschluß der Nukleolen, stammen nicht aus dem Kern. Es läßt sich kein morphologisches Kontinuum zwischen dem Inhalt des Keimbläschens und Bestandsubstanzen des Ringes nachweisen. — Sie färben sich mit Fuchsin, Kristallviolett, sehr schöne Resultate gibt die Mischung Oppels, Heidenhains und Weigerts Hämatoxylin. Sie schwärzen sich nach der Methode Sjövals, obwohl sich diese Methode zu diesen Untersuchungen nicht eignet, da sie die Schwärzung aller Bestandteile des perinukleären Ringes bewirkt. — Die Bestandsubstanzen des Ringes können sich qualitativ und quantitativ verändern. — Einmal können die Körper von mehr eiweißartiger, ein andermal von mehr fettartiger Natur vorherrschen. Im ersten Falle kann man die Bilder des Ringes auch nach Formol, Sublimat, nach der Mischung Bouins erhalten. Im zweiten Falle kann man das Sichtbarwerden dieser Substanzen vor allem nach chromsauren Salzen erhalten, und zwar wenn es

sich um Stadien handelt, in welchen sich der perinukleäre Ring ins Fett verwandelt. — In seiner weiteren Entwicklung breitet sich der perinukleäre Ring über das ganze Ooplasma in Gestalt eines Netzes aus. Dieses Netz ist aus denselben Substanzen wie die des perinukleären Ringes aufgebaut. — Das Plasma solcher Zellen beginnt eine bedeutende Affinität zu basischen Farbstoffen zu zeigen. (Chromasie im Gegensatz zu früherer Achromasie.) — In den weiteren Entwicklungsstadien dieser plasmatischen Strukturen sieht das Plasma in der Umgebung des Kerns mehr einförmig aus. Das Zentrum des Stoffwechsels wird in die Peripherie der Eizelle verlegt, wo ein »Exoplasma«, welches aus zahlreichen Chondriomiten, Mitochondrien und Ergastoplasma aufgebaut ist, entsteht.

9. Das Ergastoplasma ist von den Mitochondrien, Chondriomiten und Chondriokonten zu unterscheiden. Dieser Unterschied zeigt sich in dem verschiedentlichen Aussehen und Verhalten bei der Färbung und Fixierung. — Es existiert aber ein genetischer Zusammenhang zwischen diesen Substanzen.
10. An der Deutoplasmabildung nehmen die plasmatischen Strukturen einen Anteil. Die Mitochondrien geben durch Veränderung ihres Chemismus und Gestalt Dotterplättchen. Die Herauskristallisierung der Dotterplättchen aus Vakuolen, wie es Carnoy und Lebrun annehmen, muß abgelehnt werden, weil diese Vakuolen leere Räume sind, entstanden durch Ausspülung des Fettes in Reagentien. Die Dotterplättchen bilden sich zuerst an der Peripherie und umgeben das Ooplasma wie mit einem Ringe, dem ein Fettring vorsteht. Die Fettkügelchen können aus Eiweißsubstanzen entstehen. Die Mitochondrien verwandeln sich in Fettgranula, doch vorher stellen sie aus fettähnlichen Substanzen aufgebaute Granula dar. Drum kann man sie in chromierten Präparaten und nicht allein nach Osmiumsäuremischungen beobachten.
11. An der Deutoplasmabildung nehmen die Follikelzellen keinen tätigen Anteil. Sie sezernieren keine morphologisch nachweisbaren Stoffe in das Ei. — Die komplizierten Strukturen des Keimbläschens und der Reichtum an Nuklein in dem Chromatin der Follikelzellenkerne schließen die Tätigkeit der Follikelzellen bei der Dotterbildung aus. — Die Follikelzellen spielen die Rolle eines Dialysators für die in das Ei fließenden Substanzen. — Es können Kanälchen zwischen den Follikelzellen entstehen, um wahrscheinlich den Übergang einer größeren Menge von Nährsubstanzen zu erleichtern.

12. Während des Wachstums der Oocyte und der Bildung des Deutoplasmas wächst das Keimbläschen außerordentlich stark infolge seiner funktionellen Mitwirkung an der Vitellogenese. Diese Arbeit des Keimbläschens äußert sich nicht nur in dem Wachstum, sondern auch in der komplizierten Struktur und in den Veränderungen, die die Nukleolarsubstanz betrifft. — In dem Keimbläschen lassen sich während der enormen Entwicklung der plasmatischen Strukturen Sekretionsprozesse nachweisen. Es können gewisse Teile des Keimbläschens infolge einer Nukleasewirkung aufgelöst werden und die aus dieser Auflösung stammenden Substanzen durch die Osmose ins Ooplasma übergehen.
13. Die Substanzen können auch in geformtem Zustande das Keimbläschen verlassen. Es sind die Nukleolen. Die ausgewanderten Nukleolen verwandeln sich nicht in Dotter, sondern werden assimiliert. — Die Nukleolen des Keimbläschens können sich durch Teilungen vermehren. Sie verfallen der Vakuolisation, dem Zerfall in Körner und lösen sich auf. Die Zweifachfärbungen beweisen, daß man es in vielen Fällen mit Amphinukleolen zu tun hat. — Man beobachtet einen großen Reichtum in der Morphologie der Nukleolarsubstanz. — Die Nukleolen können in manchen Stadien ihre Oberfläche enorm vergrößern.
14. Die Vergrößerung der Oberfläche der Nukleolarsubstanz und die Regeneration des Kernchromatins sind voneinander ganz unabhängige und verschiedenartige Prozesse.
15. Die Untersuchungen über die Regeneration des Chromatins im Keimbläschen führt zur Annahme Maréchals, daß das Chromosom als »unité de structure« aufzufassen ist und nur in solchem Sinne kann bei Tritonen-Eiern von der Kontinuität der Chomosomen die Rede sein.
16. Die Rolle der Nukleolen beruht nicht ausschließlich in der Bildung des Basichromatins; sie steht aber im Zusammenhang mit den vegetativen Prozessen der Oocyte. Das Vorhandensein der Nukleolarsubstanz ist für das Leben der Zelle unentbehrlich. — Die Nukleolen produzieren Substanzen, die sich Farbstoffen und Pepsin gegenüber verschieden verhalten und die auch in gewissen Stadien Osmiumsäure reduzieren können.

VII.

Literaturverzeichnis.

1. Abramowicz, Die Entwicklung der Gonadenanlage und Entstehung der Gonocyten bei Triton taeniatus. 1913. Morphol. Jahrb., Bd. XLVII.
2. Arnold, J., Plasmosomen, Granula, Mitochondrien, Chondriomiten und Netzfiguren. Anat. Anzeig., Bd. XXXI, 1907.
3. Arnold, J., Über Fettumsatz und Fettwanderung, Fettinfiltration und Fettdegeneration, Phagocytose, Metathese und Synthese. Virchows Arch. f. patholog. Anat., Bd. CLXXI, H. 2.
4. Arnold, J., Das Plasma der somatischen Zellen im Lichte der Plasmosomen-Granulalehre und der Mitochondrienforschung. Anat. Anzeig., Bd. XLIII, 1913.
5. Bambeke, Ch. van, Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf. II. Élimination d'éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de Scorpaena scrofa. Archives de Biolog., T. XIII, 1893.
6. Bambeke, Ch. van, L'oocyte de Pholcus phalangioides. Fuessl. Anat. Anzeig. Ergänzungsheft zum XIII. Bd., 1897.
7. Bambeke, Ch. van, Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf. III. Recherches sur les oocytes de Pholcus phalangioides. Arch. de Biolog., T. XV, 1898.
8. Benda, C., Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verhandl. d. physiolog. Gesellsch. zu Berlin. 1898/99.
9. Benda, C., Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. Verhandl. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin. 1899/1900.
10. Benda, C., Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verhandl. der anat. Gesellsch. auf der 15. Versamml. in Bonn. 1901.
11. Bobeau, G., Mitochondries et lipoides dans les glandules parathyroides du cheval. Compt. Rend. de l'Assoc. des. Anatom., 13me. Réunion. Paris 1911.
12. Bonnevie, Kr., Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Anat. Anzeig., Bd. XXVI, 1905.
13. Born, G., Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLIII, 1894.
14. Bouin, M. et P., Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'oocyte d'Asterina gibbosa. Bibliogr. anatom., T. VI, 1898.
15. Bouin, M. et P., Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule- mère du sac embryonnaire des Liliacées. Ebenda.
16. Bouin, P., Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria. Arch. de Biolog., T. XVII, 1900.
17. Bouin, P., Ergastoplasme, Pseudochromosomes et Mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez Scolopendra cingulata. Arch. de Zool. expérim. et géner., T. III, 1905.
18. Carnoy, I. B. et Lebrun, H., La cytodiérèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule, T. XII, 1897.
19. Carnoy, I. B. et Lebrun H., La cytodiérèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule, T. XIV, 1898.

20. Champy, C., Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la secrétion. Arch. d'Anat. microsc., T. XIII, 1911.
21. Debaissieux, P., Les details de l'ovogenèse dans le Dytiscus marginalis. La Cellule, T. XXV, 1909.
22. Deton, W., L'étape synaptique dans l'ovogénèse du Thysanozoon Brochii. La Cellule, T. XXV, 1909.
23. D'Hollander, F., Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudochromosomes chez les oiseaux. Verhandl. d. anat. Gesellsch., Halle. 1902.
24. D'Hollander, F., Recherches sur l'ovogénèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux. Arch. d'Anat. microsc., T. VII, 1904.
25. D'Hollander, F., Les »pseudochromosomes« dans les oogonies et les oocytes des oiseaux. Bibliogr. Anatom., T. XIII, 1904.
26. Dubreuil, G., Transformation directe des mitochondries et des chondriomites en graisse dans les cellules adipeuses. Compt. Rend. Hebdomin. des séanc. de la Societé de Biolog., T. LXX, 1911.
27. Duesberg, J., Plastosomen, »Apparato reticolaro interno« und Chromidialapparat. Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. XX, 1912.
28. Dustin, B., L'origine des gonocytes chez les amphibiens. Compt. Rend. de l'Associat. des anat. Neuvième Réunion. Lille. 1907.
29. Dustin, B., Recherches sur l'origine des gonocytes chez les amphibiens. Arch. de Biolog., T. XXIII.
30. Fauré-Frémiet, E., Mayer, A. et Schaeffer, G., Sur la microchimie des corps gras. Application à l'étude des mitochondries. Arch. d'Anat. microsc., T. XII, 1910.
31. Fedorov, V., Über Wanderung der Genitalzellen bei Salmo fario. Anat. Anzeig., Bd. XXXI, 1907.
32. Fick, Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verhandl. d. anat. Gesellsch., Tübingen. 1889.
33. Gelei, J., Über die Ovogenese von Dendrocoelum lacteum. Arch. f. Zellf., Bd. XI.
34. Giardina, A., Origine dell' oocyte e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschr. f. Anatom. u. Physiol., Bd. XVIII, 1901.
35. Giardina, A., Sui primi stadii dell' oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. Bd. XXI.
36. Goldschmidt, R., Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrbüch., Bd. XXI, 1905.
37. Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktion. Gewebszellen. Ebenda.
38. Goldschmidt, R. und Poppof, M., Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde, Bd. VIII, 1907.
39. Grégoire, V., La formation des gemini hetérotypiques dans les végétaux. T. 24. La Cellule, 1907.
40. Grégoire, V., Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? La Cellule, T. XXV, 1909.
41. Hempelmann, F., Eibildung, Eireifung und Befruchtung bei Saccocirrus. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906.
42. Henneguy, F., Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des vertebrés. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. XXIX, 1893.

43. Henschen, F., Zur Struktur der Eizelle gewisser Krustaceen und Gastropoden. Anat. Anzeig., Bd. XXIV, 1903.
44. Herwerden, M. A., Über die Nukleasewirkung auf tierische Zellen. Ein Beitrag zur Chromidienfrage. Arch. f. Zellforsch., Bd. X, 1913.
45. Hoven, H., Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Anat. Anz., Bd. XXXVII, 1910.
46. Hoven, H., Du rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire. An. Anz., Bd. XXXIX.
47. Iwakawa, T., The genesis of the egg in Triton. The Quartely Journal of Microscopical science. Bd. XXII, 1882.
48. Janssens, F. A., Das chromatische Element während der Entwicklung des Oocyten des Triton. Anat. Anzeig., Bd. XXIV, 1904.
49. Jörgensen, M., Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis vulgaris. Arch. f. Zellforsch., Bd. II, 1909.
50. Jörgensen, M., Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Arch. f. Zellforsch., Bd. IV, 1910.
51. Jörgensen, M., Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus (Grottenolm). (Die Wachstumsperiode.) Festschrift z. sechzig. Geburtstag R. Hertwigs, Bd. I, 1910.
52. Jörgensen, M., Zellenstudien I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforsch., Bd. X, 1913.
53. Jörgensen, M., Zellenstudien. II. Die Ei- und Nährzellen von Piscicola. Ebenda.
54. Jörgensen, M., Zellenstudien. III. Beitrag zur Lehre von Chromidialapparat nach Untersuchungen an Drüsenzellen von Piscicola. Ebenda.
55. Kemnitz, G., Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von Brachycoelium salamandrae (Brachycoelium crassicolle). Arch. f. Zellforsch., Bd. X, 1913.
56. King, Dean, H., The oogenesis of Bufo lentiginosus. Journ. of Morpholog., Bd. XIX, 1908.
57. Kohlbrugge, F., Die Entwicklung des Eies vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LVIII, 1901.
58. Koujawski, Note sur les transformations dans l'oeuf des insectes. Bibliogr. anat., T. VI, 1898.
59. Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrbüch., Bd. IV, 1891.
60. Kuć-Staniszewska, A., Zytologische Studien über die Hardersche Drüse. Anat. Anzeig., Bd. XLVII, 1914/15.
61. Lams, H., Contribution à l'étude de la génèse du vitellus dans l'ovule des Téléostiens. Arch. d'anat. microsc., T. VI, 1903.
62. Lams, H., Contribution à l'étude de la génèse du vitellus dans l'ovule des amphibiens. (Rana temporaria.) Arch. d'anat. microsc., T. IX, 1907.
63. Lams, H., La structure de l'ovocyte d'Arion empiricorum pendant sa période d'accroissement. Compt. Rend. de l'Associat. des anat., 9me réunion. Lille. 1907.
64. Leydig, F., Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zoolog. Jahrb., Bd. III, 1889.
65. Loyez, M., Sur la constitution du follicule ovarien des Reptiles. Compt. Rend. des Séances de l'Académ. d. Sciences de Paris, T. CXXX, 1900.

66. Loyez, M., Sur la présence des formations ergastoplasmiques dans l'épithélium folliculaire des oiseaux. Compt. Rend. des Séances de l'Académ. des Sciences de Paris, T. CXXXVI, 1903.

67. Loyez, M., Recherches sur le développement ovarien des oeufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. d'Anat. microsc., T. VIII, 1906.

68. Loyez, M., Les premiers stades de la vitellogénése chez quelques Tuniciers. Compt. Rend. de l'Associat. des Anat., 1me réunion. Nancy 1909.

69. Loyez, M., La structure de l'oocyte de la femme à la période d'accroissement. Compt. Rend. de l'Associat. des Anat. 13me réunion, 1911.

70. Lubosch, J., Über die Eireifung der Metazoen insbesondere über die Rolle der Nukleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. XI, 1901.

71. Lubosch, J., Über die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneies nebst Bemerkungen über das Wesen der Eireifung. Jenaisch. Zeitschrift, Bd. XXXVII. N. F. 30, 1902.

72. Maréchal, J., Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei (mit einem Zusatz über das Ovarialei von Amphioxus und Ciona intestinalis). Anat. Anzeig., Bd. XXVI, 1905.

73. Maréchal, J., Sur l'ovogénèse des Sélaciens et quelques autres chordates. La Cellule, T. XXIV, 1907.

74. Maziarski, S., Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des Lépidoptères. Arch. f. Zellforsch., Bd. VI, 1911.

75. Meves, F., Über eigentümliche Prozesse in jungen Oocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anzeig., Bd. X, 1895.

76. Meves, F., Die Chondriokonten in ihrem Verhältnisse zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anzeig., Bd. 31, 1907.

77. Meves, F., Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen (vorläufige Mitteilung). Ebenda.

78. Monterosso, Bruno, Sul' origine e la costituzione dei materiali deutoplasmici nell' oocite in accrescimento dei Mammiferi. Arch. f. Zellforsch., Bd. XIII, 1915.

79. Moroff, Th., Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkerns. Arch. f. Protistenkunde, Bd. II, 1908.

80. Moroff, Th., Oogenetische Studien. Arch. f. Zellforsch., Bd. II, 1909.

81. Moroff, Th., Cytohistogenetische Studien. Zoolog. Jahrbüch., Bd. XXXIV, 1912.

82. Mulon, P., Action de l'acide osmique sur la graisse surrénale et les graisses en général. Compt. Rend. de l'Associat. des Anat. Toulouse 1904.

83. Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin. 1910.

84. Nusbaum, J., Zur Kenntnis des Verhaltens des Kernkörperchens und dessen Derivate bei der Oogenese einiger Tiefseeknochenfische. Anat. Anzeig., Bd. XLIII, 1913.

85. Pérez, Ch., Sur la resorption phagocytaire des ovules chez les Tritons. Annales de l'Institut Pasteur. 17 anné, 1903.

86. Popoff, M., Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Mit Anhang: Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 70, 1907.

87. Popoff, M., Ein Beitrag zur Chromidialfrage. Nach Untersuchungen an Musciden. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. I. Fischer, Jena. 1910.

88. Prénant, A., Les mitochondries et l'ergastoplasme. Journ. de l'Anat. de la Phys., 46 année. 1910.

89. Rabl, H., Die ersten Wachstumserscheinungen in den Eiern von Säugetieren. Sitzungsberichte d. K. K. Akad. d. Wissensch., Bd. 106, 1897.

90. Ravitz, B., Lehrbuch der mikrosk. Technik. Leipzig 1907.

91. Regaud, Cl. et Policard, A., Notes histologiques sur l'ovaire des mammifères. Extrait de l'Associat. des anat. Session de 1901.

92. Regaud, Cl. et Mavas, J., Sur la structure du protoplasme. (Ergastoplasme, mitochondries, grains de sécrétion) dans les cellules sero-zymo-gènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires des Mammifères. Compt. Rend. de l'Associat. des anat. Nancy, 1909.

93. Romeis, B., Beobachtungen über die Plastosomen von Ascaris megalocephala während der Embryonalentwicklung unter besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens in den Stamm- und Urgeschlechtszellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LXXXI, 1913.

94. Russo, A., Aumanto dei granuli protoplasmatici nell' oocite delle Coniglie iniettate con Lecitina, loro diminuzione nelle coniglie digiunti e loro natura lipoide e mitocondriale. Arch. f. Zellforsch., Bd. VIII, 1912.

95. Russo, A., Ancora sui mitocondri dell' oocite di coniglia, sui loro aumento e sulla loro funzione. Anat. Anzeig., Bd. XXXVII, 1910.

96. Russo, A., Sui mutamenti che subiscono i mitocondri ed i materiali deutoplasmici dell' oocite di coniglia in diversi periodi di inanizione. Arch. f. Zellforsch., Bd. V, 1910.

97. Schaxel, J., Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelzellen bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen. Arch. f. Zellforsch., Bd. IV, 1910.

98. Schaxel, J., Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung bei Echinodermen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LXXVI, 1910—11.

99. Schaxel, J., Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen. Zoolog. Jahrbücher, Bd. XXXI, 1911.

100. Schaxel, J., Weitere Untersuchungen über die Eibildung der Meduse Pelagia. Jenaische Zeitschr., Bd. XLVIII, 1912.

101. Schmidt, V., Studien über Oogenese. Die Wachstumsperiode der Eier von Proteus anguineus. Anat. Hefte, Bd. XXVII, 1904.

102. Schreiner, K. E., Über Kern und Plasmaveränderungen in Fettzellen während des Fettansatzes. Anat. Anz., Bd. XLVIII, 1915.

103. Sommer, A. und Wetzel, G., Die Entwicklung des Ovarialeies und des Embryos chemisch untersucht mit Berücksichtigung der gleichzeitigen morphologischen Veränderungen. Arch. f. Anat. und Physiol. Abt., 1904.

104. Sonnenbrodt, Die Wachstumsperiode der Oocyte des Huhnes. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. LXXII, 1908.

105. Stauffacher, H., Neue Beobachtungen auf dem Gebiete der Zelle. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCVIII, 1911.

106. Szilly, A., Über die Entstehung des melanotischen Pigmentes im Auge der Wirbeltierembryonen und in Chorioidealsarkomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXVII, 1911.

107. Tschaschin, S., Über die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vogelembryonen. Anat. Anzeig., Bd. XXXVII, 1910.

108. van der Stricht, O., Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme. Verhandl. d. anat. Gesellsch., Kiel 1898.

109. van der Stricht, O., Sur l'existence d'une astrosphère dans l'oocyte au stade d'accroissement. Extrait de l'Associat. des Anat. 1899.

110. van der Stricht, O., Les pseudochromosomes dans l'oocyte de chavre-souris. Compt. Rend. de l'Associat. des Anat. Montpellier. 1902.

111. van der Stricht, O., Signification de la couche vitellogène dans l'oocyte de tegénaire. Compt. Rend. de l'Associat. des Anat. Toulouse. 1904.

112. van der Stricht, O., La couche vitellogène et les mitochondries de l'oeuf des mammifères. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Jena, 1904.

113. van der Stricht, O., La structure de l'oeuf des mammifères. 1re partie: l'oocyte au stade d'accroissement. Arch. de Biolog., T. XXI, 1904.

114. van der Stricht, O., La structure de l'oeuf des mammifères. Seconde partie Structure de l'oeuf ovarique de la femme. Bull. de l'Acad. R. de Belgique, 1905.

115. van der Stricht, O., La vitellogenèse et la dentoplasmalyse de l'oeuf de chauvresouris. Compt. Rend. de l'Associat. des Anat. Lille. 1907.

116. van der Stricht, O., La structure de l'oeuf de chienne et la genèse du corps jaune. Compt. Rend. de l'Associat. des anat. Marseille. 1908.

117. van der Stricht, O., La structure de l'oeuf des mammifères. (Chauvre-souris, Vesperugo noctula.) 3me partie. L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la maturation, au stade de la fecondation et au début de la segmentation. Mémoir. de l'Acad. R. de Belgique. Bruxelles, 1909.

118. Vejdovský, F., Zum Problem der Vererbungsträger. Königl. Böhmisch. Gesellsch. d. Wissenschaften in Prag, 1911—12.

119. Waldeyer, W., Geschlechtszellen. Hertwigs Handbuch d. vergl. Entw.-Gesch. Jena, Fischer, 1906.

120. Weigl, R., Studya nad aparatem Golgi-Kopsch'a i trophospongiami Holmgrena w komórkach nerwowych kręgowców. (Studien über den Golgi-Kopschschen Apparat und die Trophospongien Holmgrens in den Nervenzellen der Wirbeltiere.) Archiwum naukowe. Wydawnictwo Towarzystwa dla popierania nauki polskiej. Dział. I. Zeszyt. 6. Lwów, 1910.

121. Weigl, R., Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie. Mai 1912.

122. Will, L., Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anzeig., 7. Jahrg., 1884.

123. Winiwarter, H., Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères. (Lapin et homme.) Arch. de Biolog., T. XVII, 1900.

124. Woltereck, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakoden-Eies. Kerngeschichtliche und histologische Studien an parthenogenetischen Cypriden. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. LXIV, 1898.

VIII.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Triton taeniatus*. Bei den wenigen Figuren, die sich auf *Triton cristatus* beziehen, wird dies besonders angegeben.

Die Abbildungen wurden aufs genaueste unter Benutzung des Zeichenprismas entworfen.

Alle Figuren sind bei 130 mm Tubuslänge auf Tischhöhe von 13 cm gezeichnet; bei den Figuren, die bei anderer Tubuslänge gezeichnet wurden, wird die Tubuslänge angegeben.

Fig. 1. Oocytennest. Die Kerne der Keimzellen unterscheiden sich von den Kernen der Follikelzellen durch ihr bläschenartiges Aussehen. In manchen Kernen erscheint ein zartes Reticulum. ZENKERsche Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergröß. Immers. Ok. 4.

Fig. 2. Oocytennest. In den einen Kernen ist die Polarität der Chromosomen zu sehen, in den anderen ein zartes Reticulum und Nukleolen. Fix. in der Mischung von Formol und Sublimat. Gefärbt mit HEIDENHAINS Hämatoxylin-Eosin. Vergröß. Immers. Okul. 3.

Fig. 3. Oocytennest. Die Kerne des Oocyten im Pachytänstadium. ZENKERsche Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergröß. Obj. E. Ok. 2.

Fig. 4. Oocytennest. Links Pachytänkern mit Chromosomen in Gestalt eines Knäuels. Die dicken Chromosomenfäden zeigen glatte Umrisse. Rechts pyknotische Kerne. ZENKERS Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Obj. E. Okul. 3.

Fig. 5. Oocyte. Im Inneren des Kernes Chromatinbrocken von unregelmäßiger Gestalt und Chromatinkörnchen liegen an der Peripherie des Kernes. Fixierung nach der Mitochondrienmethode BENDAS. Färb. Eisenhämatoxylin. Vergr. Immers. Ok. 4.

Fig. 6. Zwei Oocyten. In den Kernen unregelmäßige Chromatinbrocken Fix. BOUINS Mischung. Färb. Eisenhämatoxylin. Vergr. Obj. E. Okul. 4. *Triton cristatus*.

Fig. 7. Oocyten. Die Oocytengrenzen unsichtbar. Das Kernchromatin in Brocken verteilt. In der Nähe der Kerne eine plasmatische Verdichtung (Ergastoplasma). ZENKERS Mischung. Färb. Eisenhämatoxylin-Eosin. (Die Abbildung wurde einfärbig gemacht). Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 8. Eizelle mit Pachytänkern. Fix. ZENKERS Flüssigkeit. Färb. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Obj. E. Okul. 4.

Fig. 9. Oocyten. Der Anfang der Chromosomenausbildung. Das zarte Reticulum verschwindet auf Kosten der sich bildenden Chromosomenschleifen. Die ersten Zeichen der Orientierung der leptotänen Schleifen. Im Zellkörper blaß gefärbte Fäden. Fix. ZENKERS Flüssigkeit. Färb. Eisenhämatoxylin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 10. Oocyte. Vorgerücktes Kernstadium, welches zum typischen Bukettstadium führt. Im Zellkörper eine perinukleäre Verdichtung des Plasmas (Ergastoplasma). ZENKERS Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 3.

Fig. 11. Bukettstadium (das Plasma wurde nicht gezeichnet, sondern nur der Kern) mit dicken Chromosomenschleifen, die pastoralähnliche Krümmungen bilden. Behandl. wie bei Fig. 10. Vergr. Immers. Okul. 4. Tubuslänge 170 mm.

Fig. 12. Oocyte. Im Kerne die polare Orientierung der Chromosomen. An der Kernmembran Anlagen von Nukleolen. Fix. in ZENKERS Flüssigkeit. Färb. Eisenhämatoxylin-Bordeaux. (Die Abbilduug einfärbig gemacht.) Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 13. Pachytänkerne mit der polaren Orientierung der Chromosomen, die am Ende pastoralähnliche Krümmungen bilden. An der Kernmembran die Anlagen der Nukleolen. Behandl. wie bei Fig. 7. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 14. Zwei Oocyten. Die Polarität der Chromosomen wenig auffallend. Behandlung wie bei Fig. 2. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 15. Pachytänkern mit den Chromosomen in Gestalt eines Knäuels. Die schwarzen Kügelchen sind die Nukleolen. Behandl. wie bei Fig. 2. Vergr. Immers. Okul. 3.

Fig. 16. Oocyte. Die Chromosomen des Pachytänstadiums haben ein knorriges Aussehen. Im Zellkörper eine plasmatische Verdichtung mit Körnern. ZENKERS Flüssigk. Eisenhämatoxylin-Bordeaux. (Die Abbildung aber einfärbig gemacht.) Vergr. Immers. Okul. 3.

Fig. 17. Querschnitt durch die Chromosomen des Bukettstadiums. ZENKERS Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 18. Pachytänkern. Manche Chromatinknoten sehen wie die Ringe hohl aus. Fix. ZENKERS Flüssigk. Eisenhämatoxylin-Eosin. (Die Abbildung einfärbig gemacht.) Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 19. Oocyte mit den Kernen der Follikelzellen. Die Chromosomen zeigen tropfenartige Anschwellungen, die zu Nukleolen werden. Fix. CARNOYS Mischung. Färb. Eisenhämat.-Eosin. (Abbildung einfärbig gemacht.) Vergr. Immers. Okul. 3.

Fig. 20. Vorgerückte Stadien der Pachytänkerne. Die einzelnen Chromatinknoten verwandeln sich in Nukleolen, die ursprüngliche Lage der Chromatinknoten erhalten. Behandl. wie bei Fig. 2. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 21. Oocyte. Im Kern tropfenartige Anschwelluugen der Chromosomen bei der Bildung der Nukleolen. Im Zellkörper blaß gefärbte Fäden. Fix. in ZENKERS Flüssigk. Färb. mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 22. Keimzelle mit Pachytänkern. An der Kernmembran die Nukleolen als Pünktchen. Fix. in ZENKERS Flüssigk. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. (Die Abbilduug einfärbig gemacht.) Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 23. Kern. Übergangsstadium zum »Magma«. Die Chromatinknoten der Pachytänkerne noch ganz gut sichtbar. An der Kernmembran die Nukleolen. Fix. in BENDAS Flüssigk. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 24. Kern mit Längsspaltung der Chromosomen. An der Kernmembran Nukleolen. Fix. in BOUINS Mischung. Eisenhämatoxylin-Eosin. (Die Abbildung einfärbig gemacht.) *Triton cristatus*. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 25. Zwei Oocyten mit den Kernen im vorgerückten Stadium der Desorganisation des Chromatins. Die Längsspaltung der Chromosomensegmente. An der Peripherie der Kerne Nukleolen. Im Zellkörper der perinukleäre Ring mit Fäden und winzigen Körnern. Das Ooplasma im Stadium der primären Achromasie. ZENKERS Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 26. Oocyte. Der Kern im Stadium nach Längsspaltung der Chromosomenschleifen. Im Zellkörper blaß gefärbte Chondriomiten und zwei ausgewanderte Nukleolen. Fix. in einer Mischung von Sublimat und Formol. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Eosin. (Die Abbildung einfärbig gemacht.) Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 27. Zwei Oocyten mit Kernen, die sich im Zustande der Längsspaltung der Chromosomen befinden. ZENKERS Flüssigk. EHRLICHS Hämatoxylin-Eosin. Vergr. Obj. E. Okul. 3.

Fig. 28. Oocyte. Nukleolisation des Eiplasmas. Die ausgetretenen Nukleolen liegen in einer gewissen Entfernung von dem Keimbläschen, in welchem Lampenbürsten und Zusammenfließen der kleineren Nukleolarkügelchen in größere zu sehen sind. Fix. BOUINS Mischung. Färb. mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 29. Oocyte in der Mitose. BOUINS Mischung. Eisenhämatoxylin-Eosin. (Die Abbildung einfärbig gemacht.) Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 30. Mitose. Fix. in ZENKERS Mischung. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Vergr. wie bei Fig. 29.

Degenerationserscheinungen bei Oocyten. Fig. 31—42.

Fig. 31. Die zur Degeneration führenden Stadien der Oocyten. Im Zellkörper Fettkörner. In den Kernen sind nur Nukleolen und Karyoplasma vorhanden. Fix. in BENDAS Mischung. Färbung mit Safranin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 32. Die ersten Zeichen der Degenerationserscheinung des Oocytenkernes. Außer den Nukleolen und einiger sehr dünner Fäden ist keine sich mit basischem Farbstoffe färbende Substanz vorhanden. Fix. in BENDAS Mischung (heiß angewendet). Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 33. Einschnürung des Kernes, der nur Nukleolen und Karyoplasma enthält. In dem perinukleären Teile des Plasmas spindelförmige Verdichtung mit Granula. Behandlung und Vergrößerung wie bei Fig. 32.

Fig. 34. Der Kern ist eingeschnürt. Behandlung wie bei Fig. 31. Vergr. Obj. 7. Okul. 4.

Fig. 35. Die Einschnürung des Kernes. Im Zellkörper eine plasmatische Verdichtung mit Granula in Gestalt eines Ringes. Fix. ZENKERS Flüssigk. Eisenhämatoxylin-Eosin. (Die Abbildung einfärbig gemacht.) Vergr. Immers Okul. 4.

Fig. 36. Der Zerfall des Kernes in zwei Stücke. Im Zellkörper eine spindelförmige plasmatische Verdichtung mit Granula. Fix. in BENDAS Mischung. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 37. Die Fragmentierung des Kernes, in dessen Innern sich die Nukleolen befinden. Im Zellkörper eine plasmatische Verdichtung. Fix. in ZENKERS Flüssigkeit. Gefärbt mit EHRLICHS Hämatoxylin-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 36.

Fig. 38. Erklärung und Fixierung wie bei Fig. 37. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. (Die Abbildung einfärbig gemacht.) Vergr. Immers. Okul. 3.

Fig. 39. Vorgerücktes Degenerationsstadium. Der Kern erscheint wie gefurcht. Fix. in BOUINS Mischung. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 40. Ein gemeinschaftliches Skelett des Kerns und Plasmas am Ende der Degeneration. Die Zellgrenzen und die Nukleolen gut sichtbar. Fix. in einer Mischung von Sublimat und Formol. Färb. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 3.

Fig. 41. Oocytennest, in Degeneration begriffen. Die zwei Kerne links sind hypochromatisch. Ihre einzige basische Substanz im Innern sind die Nukleolen. Die Grenzen der künftigen Kernfragmente sind angedeutet. Diese Kerne sind von dem verdichteten Granula enthaltenden Plasma umgeben. — Die zwei Kerne rechts sind hyperchromatisch, sie haben keine Nukleolen und das Plasma enthält keine Granula. Fix. in ZENKERS Flüssigkeit. Färb. mit Eisenhämatoxylin-Eosin. (Die Abbildung einfärbig gemacht.) Vergr. Obj. E. Okul. 3.

Fig. 42. Kern eines degenerierenden Oocyten. Das enorme Wachstum der Nukleolen. Fix. in ZENKERS Mischung. Färbung mit EHRLICHS Hämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 43. Normale Oocyte. Im Ooplasma die aus dem Kerne ausgewanderten Nukleolen. Im Keimbläschen die aus der Längsspaltung hervorkommenden dünnen Fäden werden weniger sichtbar. BOUINS Mischung. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 44. Oocyte. Im Kern werden die durch Längsspaltung entstandenen dünnen Fäden weniger sichtbar. An der Peripherie des Kernes Nukleolen. Der Kern reich an Karyoplasma. Im Zellkörper der perinukleäre Ring. Fix. in ZENKERS Flüssigkeit. Färb. mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 45. Oocyte. Das Keimbläschen des Oocyten nach Desorganisation der Chromosomen. Außer den Nukleolen und einigen Stückchen übrig gebliebener Chromosomen ist keine basophile Substanz in organisierter Form vorhanden. Das Keimbläschen besitzt eine Menge sich färbendes Karyoplasma und ist von einem aus Fettgranula gebauten Ringe umgeben. Zwischen den Fettgranula ein ausgewanderter Nukleolus (intensiv rot). Fix. in BENDAS Mischung. Färbung mit Safranin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 46. Von Follikelzellen umgebene Oocyte. Im Kerne noch gut entwickelte Chromosomen. Im Zellkörper blaß gefärbter perinukleärer Ring. Zenkersche Flüssigkeit. HEIDENHAINS Hämatoxylin-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 47. Oocyte. Der perinukleäre Ring aus winzigen Körnern aufgebaut. An der Peripherie des Kernes Nukleolen. Im Zellkörper ausgewanderte Nukleolen. Behandlung wie bei Fig. 46. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 48. Oocyte. In der halbmondförmigen cytoplasmatischen perinukleären Schicht ein rotgefärbter, ausgewanderter Nukleolus, der sich durch einen hellen Raum von dem umgebenden Plasma abhebt. Im Kerne rotgefärbte Kugeln sind die Nukleolen. BOUINS Flüssigkeit. Gefärbt mit der Mischung von Wasserblau und Eosin. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 49. Oocyte. Das Keimbläschen nach der Desorganisation der Chromosomen. Die Stelle der Chromosomen nehmen achromatische Züge ein. An der Peripherie des Kernes Nukleolen. Im Zellkörper der perinukleäre Ring voll Körner und Fäden. Behandlung wie bei Fig. 46. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 50. Oocyte. Der perinukleäre Ring wird breiter. In seinem Innern sind schon Schnüre voll minimaler Körnchen sichtbar. Diese Schnüre beginnen sich voneinander zu entfernen. Im Keimbläschen erfolgt die Regeneration des Chromatins. Die Nukleolen behalten aber ihre peripherische Lage. ZENKERS Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 51. Oocyte. Der perinukleäre Ring im vorgerückten Stadium. In seinem Innern gut sichtbare Schnüre. Das Zellplasma im Stadium der Chromasie. Im Keimbläschen Chromosomen, als schwarzgefärbte Fäden. Die schwarzen Kugeln sind die Nukleolen. Zwei von ihnen sind durch Wachstum größer geworden. Den Kern füllt das mit Eosin gefärbte Karyoplasma. Behandlung wie bei Fig. 46. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 52. Oocyte. Das Keimbläschen von Granula umringt. Die größeren Körner sind nicht gleichmäßig gefärbt, die Mitte ist heller, was wegen der Ausspülung des Fettes zustande kommt. Im Keimbläschen sind die dunkleren Kugeln die Nukleolen. ZENKERS Flüssigkeit. WEIGERTS Hämatoxylin. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 53. Oocyte. Die Stelle der Granula des perinukleären Ringes nehmen die Fettkügelchen ein. Die Fäden im Keimbläschen sind die Chromosomen. Die Fäden im Zellkörper sind Chondriomiten. Fixierung in BENDAS Mischung. Eisenhämatoxylin. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 54. Oocyte. Im Keimbläschen sind von den Chromosomen fast achromatische Grundsubstanz übrig geblieben. In dem perinukleären Ringe ein Loch mit ausgewandertem Nukleolus. Dieses Loch bleibt nach ausgespültem Fette. Das Eiplasma intensiv gefärbt, im Gegenteil zum Karyoplasma. BOUINS Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 55. Oocyte. In dem perinukleären Ringe sind mit Körnchen beladene Schnüre sichtbar, welche sich über den ganzen Zellkörper ausbreiten. Im Keimbläschen Nukleolen und blaß erscheinende Chromosomenfäden. ZENKERS Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin. Vergr. wie bei Fig. 44.

Fig. 56. Oocyte. In dem gut entwickelten perinukleären Ringe schwarze Kugeln, die vom Kerne ausgewanderte Nukleolen sind. In dem stark mit Eosin tingierten Karyoplasma Chromosomen, die noch Spaltungserscheinungen unterliegen. Die blassen Flecke sind acidophile Herde, welche von einer sich stärker als die Umgebung färbbaren Substanz umgeben sind. In dem perinukleären Ringe Fäden, und Bündelchen derselben. BENDAS Mischung. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 57. Oocyte. Vorgerücktes Stadium des perinukleären Ringes. Die Ausbreitung der plasmatischen Schnüre in Form eines Netzes. Das Ooplasma im Zustande der Chromasie. Die Maschen des Netzes sind von demselben Aussehen wie das peripherische Plasma. Im Keimbläschen Nukleolen und Chromosomenfäden. Fix. ZENKERS Flüssigkeit. Färb. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 58. Ein pathologischer Zustand der Oocyte vom Ovarium eines Tritons, der längere Zeit in Gefangenschaft gehalten wurde. Ergastoplasma in Form eines Netzes. Hyperchromasie des Kernes, der mit unregelmäßigen Klumpen ausgefüllt ist und keine Nukleolarsubstanz besitzt. An der Peripherie des Ooplasmas chromatophile Verdichtungen. Fix. in BOUINS Mischung. Färb. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 59. Oocyte. Im Zellkörper ein aus dem perinukleären Ringe herstammender Netz. Das Ooplasma im Zustande der Chromasie. Im Keimbläschen die schwarzen und die roten Kügelchen sind die Nukleolen und die schwarzen Fäden die Chromosomen. Behandlung und Vergr. wie bei Fig. 57.

Fig. 60. Oocyt. Die Bildung des Fettes in der Umgebung des Keimbläschens. Die schwarzen Kügelchen sind die Fettkügelchen. Im Zellkörper ein rot gefärbter ausgewanderter Nukleolus. Im Keimbläschen eine größere Anzahl rot gefärbter Nukleolen. BENDAS Mischung. Safranin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 61. Das Bild einer Hälfte des Schnittes durch die Oocyte. Die ersten Zeichen der Differenzierung des Ooplasmas in eine innere und eine äußere Zone. Die blassen Flecken im Keimbläschen sind die azidophilen Herde, die schwarzen und gräulichen Kugeln die Nukleolen und die Fäden die Chromosomen. Im Zellkörper links in der Nähe des Keimbläschens ein ausgewanderter Nukleolus. Fix. in BENDAS Mischung (warm angewendet). Färb. mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 62. Ein Ausschnitt von dem Schnitt der Oocyte, um den peripherischen Teil des Ooplasmas zu zeigen, wo sich ein Ring (Exoplasma) bildet. Das Vorwiegen ergastoplasmatischer Substanzen in diesem peripherischen Ringe. Braune Kügelchen sind Fettkügelchen. Fix. in BENDAS Mischung. Färb. mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 61.

Fig. 63. Peripherer Teil des Ooplasmas. Die dunkelgefärbte Zone ist Exoplasma, das reich an Ergastoplasma ist. Fix. in Zenkers Mischung. Färb. mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Obj. 7. Okul. 1.

Fig. 64. Peripherer Teil des Ooplasmas. Die Ausbildung von Exoplasma, welches aus Anhäufungen des Ergastoplasmas, Mitochondrien und Chondriomiten gebildet ist. Fix. in Müllers Flüssigkeit. Färb. mit Eisenhämatoxylin-Orange. Vergr. wie bei Fig. 63.

Fig. 65. Ein Stückchen von der Peripherie der Oocyte mit Anhäufungen von Ergastoplasma. Inmitten des Ergastoplasmas allerkleinste sich stark mit Eisenhämatoxylin färbende Körnchen (Mitochondrien). Die braunen Häufchen sind Ansammlungen von Fettkügelchen. Bendas Mischung. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 66. Das Bild eines oberflächlichen Schnittes durch die Oocyte. Die Erscheinung des Ergastoplasmas in Form eines Netzes. Die braunen Kügelchen sind Fettkügelchen. Fix. in Bendas Mischung. Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 65.

Fig. 67. Ein halber Schnitt von der Oocyte, der sich im Zustande der Dotterbildung befindet. Die rot gefärbte Zone ist »Deutoplasmazone« mit kleinen Dotterplättchen, die sich mit Eosin färben und gleichsam mit einem Ringe das blau gefärbte Ooplasma umgeben. Die zahlreichen an der Peripherie liegenden Vakuolen sind Löcher nach Ausspülung des Fettes, dessen Bildung der Bildung der Dotterplättchen vorangeht. Im Ooplasma zahlreiche ausgewandete Nukleolen. Das an Karyoplasma reiche Keimbläschen enthält Nukleolen, die an diesem Schnitt dieselbe Färbung, wie die ausgewanderten Nukleolen besitzen. Es wurden hier auch die die Oocyte umgebenden Follikelzellen-Kerne abgebildet. Fixierung in Zenkers Flüssigkeit. Gefärbt in Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin. Vergr. Obj. 5. Okul. 1.

Fig. 68. Ein kleiner Ausschnitt von Ooplasma. Fettverwandte Substanzen in Gestalt von Halbmonden. Die hellen Vakuolen findet man an Stelle des bei der Einbettung extrahierten Fettes. Fixierung in Zenkers Flüssigkeit. Schwach mit Ehrlichs Hämatoxylin gefärbt. Nachfärbung mit Sudan. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 69. Follikelzellen. Ihre Grenzen sind nicht sichtbar. Eine Zelle in Mitose. Die schwarzen Kügelchen sind Fettkügelchen. Die größeren Fettkugeln sind von kleineren umgeben. Fix. in Bendas Mischung. Gefärbt mit Safranin. Vergr. Immers. Okul. 2.

Fig. 70. Die Follikelzellen. Die Grenzen der Zellen sind durch Zwischenräume veranschaulicht. Das Karyoplasma verschiedenartig gefärbt. Die von ausgespültem Fette stammenden Vakuolen des Zellkörpers sind von einem färbbaren Ring umgeben. Im Zellplasma färbbare allerkleinste Körnchen. Zwei Kerne in der Mitose. Fixierung in Zenkers Mischung. Färbung mit Eisenhämatoxylin-Orange. Vergr. wie bei Fig. 69.

Fig. 71. Keimbläschen gleich nach beendigter Deutoplasmabildung. An der Peripherie einige Nukleolen. Der größte Teil der Nukleolen im Zentrum, wo sie die Chromosomen umgeben. Die Chromosomen sind von den großen und kleineren Nukleolarkügelchen, welche einen Ring bilden, umgeben. Im Karyoplasma Nukleolarkörnchen. Die einen Nukleolarkügelchen färben sich mit Eosin, die anderen mit Eisenhämatoxylin. Fixierung in Zenkers Mischung. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 72. Ein pathologisch veränderter Kern ohne Nukleolen. Fixierung in Bouins Mischung. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. *Triton cristatus*. Vergr. Immers. Okul. 2.

Fig. 73. Eine Oocyte im pathologischen Zustande. Fixierung in Bouins Mischung. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Vergr. Obj. 7. Okul. 4.

Fig. 74. Ein Stück des Querschnittes durch den mittleren Teil der Oocyte. In dem rosa von Eosin gefärbten Karyoplasma des Keimbläschens Zerfall der Nukleolen in Körner. Das basisch gefärbte Plasma zeigt an der Kernmembran Körnchen (Nukleolarsubstanz). Im Keimbläschen an der Kernmembran drei große Nukleolen. Die rosa gefärbten Fäden sind Chromosomenfäden. Fixierung in der Mischung Formol mit Sublimat. Färbung mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 3.

Fig. 75. Ein Stück des Querschnittes durch den mittleren Teil der Oocyte. Im Keimbläschen rosa von Eosin gefärbtes Karyoplasma mit Chromosomenfäden und Nukleolen an der Peripherie. Im Zellkörper Häufchen von Nukleolarkügelchen dicht an der Kernmembran. Behandlung wie bei Fig. 74. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 76. Ein Stück des Querschnittes durch den mittleren Teil der Oocyte. In dem rosa von Eosin gefärbten Karyoplasma blaß gefärbte Chromosomenfäden, Nukleolarkügelchen, Nukleolen, einige Nukleolen im Zustande des Zerfalls in Körner. Im Zellkörper hinter der Kernmembran bilden die ausgetretenen Nukleolen Häufchen. Fixierung in Bouins Mischung. Färbung mit Eisenhämatoxylin-Eosin. *Triton cristatus.* Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 77. Ein Stück des Querschnittes durch den mittleren Teil der Oocyte. In dem rosa von Eosin gefärbten Karyoplasma Chromosomenfäden und zwei Nukleolen, von denen der eine ein Kapselnukleolus ist. Im Zelleib hinter der Kernmembran ein Haufen von ausgetretenen Nukleolen. Fixierung in Zenkers Flüssigkeit. Färbung in Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 78. Ein Stück des Schnittes durch den mittleren Teil der Oocyte. Im Keimbläschen Chromosomenfäden, zwei Amphinukleolen, von denen einer im Austreten begriffen ist. Fixierung in Zenkers Mischung. Gefärbt mit Mischung von Wasserblau und Eosin. Vergr. wie bei Fig. 77.

Fig. 79. Ein aus dem Keimbläschen austretender Nukleolus. Fixierung in Zenkers Mischung. Färbung in Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 77.

Fig. 80. Ein Stück des Schnittes durch die Oocyte. In dem mit basischem Farbstoffe gefärbten Zelleibe eine größere Anzahl aus dem Keimbläschen ausgetretener Nukleolen, die wie angeschwollen erscheinen. In dem rosa von Eosin gefärbten Karyoplasma kaum sichtbare Chromosomen und Nukleolen, von deren einer im Zerfall. Fixierung mit Zenkers Flüssigkeit. Färbung mit Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin. *Triton cristatus.* Vergr. wie bei Fig. 77.

Fig. 81. Ein Stück des Schnittes durch die Oocyte. Im Keimbläschen zahlreiche intensiv gefärbte Chromosomenfäden. An der Peripherie des Kernes schwarze Kugeln sind die Nukleolen. Die im Keimbläschen von Eosin gefärbte Vakuole (acidophiler Herd) ist flaschenförmig. Im Zellkörper ausgetretener Nukleolus. Fixierung in Zenkers Flüssigkeit. Gefärbt mit Eisenhäm.-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 77.

Fig. 82. Ein Stück des Schnittes durch das Keimbläschen. In der Mitte ein der Auflösung unterliegender Nukleolus, welcher noch von einem körnigen Reticulum gebildet ist. Fixierung in Bendas Mischung. Färbung Eisenhäm.-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 77.

Fig. 83. Ein Stück des Schnittes durch das Keimbläschen. Ein in Auflösung begriffener Nukleolus. Das Reticulum unsichtbar. Der ehemalige Nukleolus ist hier schon in eine Vakuole umgewandelt. Diese ist von Substanzen in Form eines Ringes umgeben. Fixierung in Bendas Mischung und mit Eisenhämatoxylin-Eosin gefärbt. Vergr. wie bei Fig. 77.

Fig. 84. Ein Stück des Schnittes durch das Keimbläschen. Die helle Vakuole nach dem aufgelösten Nukleolus ist mit Körnchen und einer sich stärker als die Umgebung färbender Substanz umgeben. Die fünf schwarzen Kugeln sind die Nukleolen. Fixierung mit Flemmings Mischung. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 77.

Nukleolen.

Fig. 85. Kapselnukleolus. Fix. in Bendas Mischung. Färbung mit Safranin. Vergr. Immers. Okul. 5.

Fig. 86. Kapselnukleolus. Fix. in Bouins Mischung. Färbung mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 87. Vakuolisierender Nukleolus. Fix. in Bendas Mischung. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 86.

Fig. 88. Kapselnukleolus. Fixierung in Zenkers Gemisch. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 5.

Fig. 89. Kapselnukleolus. Fix. in einer Mischung von Formol und Müllers Flüssigkeit. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. wie bei Fig. 88.

Fig. 90. Kapselnukleolus. Fixierung in Bendas Mischung. Färbung nach der Mitochondrienmethode Bendas. Vergr. Immers. Okul. 4. Tubuslänge 170.

Fig. 91. Fixierung in Bouins Mischung. Färbung wie bei Fig. 86. Vergr. Immers. Okul. 4. Tubuslänge 170.

Fig. 92. Nukleolus nach der Fixierung in Bouins Flüssigkeit und Färbung mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin. Vergr. Immers. Okul. 5. Tubuslänge 170.

Fig. 93. Nukleolen nach Behandlung wie bei Fig. 92 und in solcher Vergr. wie bei Fig. 92.

Fig. 94. Nukleolen nach der Fixierung in Zenkers Mischung. Die einen stammen von den Präparaten, die mit einer Mischung von Wasserblau und Eosin, die anderen von denjenigen, die mit Safranin-Lichtgrün gefärbt wurden. Gezeichnet bei der Vergr. wie bei Fig. 93.

Fig. 95. Nukleolus. Fixierung in Bendas Mischung. Nach flüchtiger Wässerung kamen die Stückchen in ein Gemisch von Acet. pyrolignosum rectificatum und Sol. acid. chromicum, dann die Behandlung, wie es Bendas Mitochondrienmethode fordert. Färbung mit Safranin. Vergr. Immers. Okul. 1.

Fig. 96. Nukleolus. Fixierung in Bendas Flüssigkeit. Von weiterer Behandlung der Stücke mit dem Gemisch von Acet. pyrolign. rectif. und Sol. acid. chromic usw. wurde Abstand genommen. Nach achttägiger Härtung kamen die Stücke gleich von Bendas Mischung zum Spülen. Färbung Safranin. Vergr. Immers. Okul. 4.

Fig. 97 wie bei Fig. 96.

Fig. 98. Nukleolus. Fixierung. Bendas Mischung. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. Vergr. Immers. Okul. 5.

Fig. 99. Drei Nukleolen. Behandlung wie bei Fig. 98. Vergr. wie bei Fig. 98.

Fig. 100. Nukleolenteilung. Fixierung in Bouins Mischung. Färbung. Eisenhämatoxylin. Vergr. Immers. Okul. 5.

Fig. 101. Vergrößerung der Nukleolarsubstanz-Oberfläche. Fixierung in einem Gemisch von Sublimat und Formol. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin. *Triton cristatus*. Vergr. wie bei Fig. 100.

Referate.

Arnold, Julius. Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Mit 4 lithographierten Tafeln. Jena 1914.

Arnold faßte in dem vorliegenden, 471 Seiten starken Werk die vorzüglichsten Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Zelle am Abend seines Lebens zusammen und setzt sie in Beziehung zu den Arbeiten anderer, die seit ihrem Erscheinen veröffentlicht wurden. Die Gesichtspunkte, unter denen diese Studien angestellt wurden, waren vielseitig genug, um reiche Früchte zu zeitigen; die Frage nach der Funktion der Zellstruktur überwog stets das rein morphologische Interesse; mit den verschiedensten Mitteln ging Arnold an die Lösung seiner Probleme. Die Untersuchung der lebenden und überlebenden Zelle, Vitalfärbungen, eine hochentwickelte Mikrotechnik, vielfache Anwendung des Experimentes, das Studium der pathologischen Zelle waren solche.

In dem Buche werden nun der Reihe nach die Untersuchungen über das Epithel der Froschzunge, die Strukturen des Magen- und Darmepithels, die Leber, die Nierenzellen, Milchdrüsen, Froschhaut und Knorpelzellen referiert. Ihnen schließen sich die Studien über Muskulatur, weiße Blutkörperchen und Mastzellen an. Ein Teil dieser Arbeiten wurde bereits in den Bänden dieses Archivs eingehender besprochen. Es sind allemal die mannigfachen Komponenten des Plasmas in ihrem wechselnden Zustand, die Arnold interessierten, die Mitochondrien, die Granula Altmanns, das Glykogen, die Fette; der Kern tritt dabei sehr in den Hintergrund.

»Rückblicke und Ausblicke« fassen den augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse der Plasmastrukturen zusammen und weisen dabei keineswegs beschönigend auf das »Wirrsal der Meinungen« hin, das hinsichtlich der Mitochondrien, der Mitosomen, der Chromidien, der Trophospongien, des Apparato reticulare usw. zurzeit in der Literatur herrscht. Arnold kann sich mit dem einseitigen Ausbau der Mitochondrienlehre keineswegs befreunden und verlangt vor allem weitere Untersuchungen über die Frage nach dem Grade der Verwandtschaft der Mitochondrien mit den Mitosomen der Granulalehre, welch letztere von Meves und Duesberg »ohne den Versuch einer Begründung und ohne Berücksichtigung der vorliegenden Tatsachen als Artefakte aus dem Beobachtungskreis ausgeschaltet wurden«. Von den Chromidien der Metazoenzelle meint Altmann, daß man sich zurzeit unmöglich über ihre Entstehung und ihre Bedeutung ein sicheres Urteil bilden könne. Er neigt aber dazu, anzunehmen, daß sie »als umgewandelte Strukturbestandteile, Plasmosomen und Mitosomen, aufzufassen seien, welche Kernchromatin in gelöster Form aufgenommen, an sich gebunden und event. umgesetzt haben«.

In keiner histologischen und cytologischen Bibliothek darf dieses besonnene, tatsachenreiche Werk fehlen. **P. Buchner** (München).

Oppel, A. Gewebekulturen. Sammlung Vieweg, Heft 12. Braunschweig 1914. 104 Seiten mit 32 Textfiguren.

Das mit einem Vorwort von Ehrlich und Abderhalden ausgestattete Büchlein stellt eine auch dem gebildeten Laien sehr leicht verständliche Zusammenfassung der Lehre von den Gewebskulturen dar. Der Stoff enthält ja auch so vieles, was die weitesten Kreise interessiert und bis vor kurzem für unmöglich Gehaltenes noch überbietet. Beim Lesen der Zusammenfassung kommt dem Cytologen wieder recht deutlich zum Bewußt-

sein, daß bis jetzt dieser Forschungszweig für die Ergründung des Baues und der Funktion der Zelle allerdings noch nicht sehr viel geleistet hat; die Ergebnisse liegen weit mehr auf dem Gebiet der Physiologie, der Entwicklungsmechanik und vor allem der Pathologie. Allerdings ist die Technik bisher noch fast gar nicht in dieser Richtung verwendet worden; die soeben in diesem Archiv erscheinende Untersuchung GOLDSCHMIDTS bildet eine Ausnahme. Aber es steht doch zu hoffen, daß, wenn dies einmal in weiterem Umfang geschieht und insbesondere Wirbellose und deren Geschlechtszellen mehr herangezogen werden, die Explantation auch mehr Fühlung mit der eigentlichen Zellforschung bekommt. **P. Buchner** (München).

BUCHNER, P. Praktikum der Zellenlehre. Erster Teil: Allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre. 336 Seiten. Mit 160 zum Teil farbigen Textfiguren. Verlag von Gebr. Bornträger. Berlin 1915. Geb. M. 18.—.

Es ist heutzutage selten, daß man von einem neuen Buche sagen kann, es fülle eine Lücke aus, wie es bei BUCHNERS »Praktikum der Zellenlehre« der Fall ist. Die moderne Zellenlehre ist in der Tat, wie der Verfasser im Vorwort sagt, arm an zusammenfassenden Darstellungen. Die bisherigen Zusammenfassungen sind durchweg bereits eine Reihe von Jahren alt, und bei einem Gebiete, das in der letzten Zeit so rege bearbeitet worden ist wie die Cytologie, bedeutet dies, daß die Behandlung vieler Fragen nicht mehr zeitgemäß ist, daß anderseits manche wichtige Probleme, die mit der fortschreitenden Erkenntnis aufgetaucht sind, noch keine oder doch nicht die gebührende Berücksichtigung erfahren. Das vorliegende Werk ist vortrefflich geeignet, eine Einführung in die moderne Zellenlehre zu geben, und zwar werden in dem bisher erschienenen ersten Teil die allgemeine Zellen- und die Befruchtungslehre behandelt, der zweite Teil soll der Zelle in ihren mannigfaltigen somatischen Funktionen gewidmet sein.

Entstanden ist das Praktikum aus der Praxis, im Anschluß an Kurse der Zellen- und Befruchtungslehre, die der Verfasser seit mehreren Jahren an der Münchner Universität abhält, und die das Fehlen eines brauchbaren Leitfadens — HAECKERS »Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre« ist längst veraltet — besonders eindringlich vor Augen führten. Das Buch ist eingeteilt in zwanzig Kapitel, von denen eines oder auch zwei in einer einstündigen Vorlesung und einem zweistündigen Kurs gut behandelt werden können. Jedes Kapitel besteht aus einem theoretischen Teil, in dem das zu behandelnde Thema eine abgerundete Darstellung findet — zumeist an der Hand der im Kurs zu untersuchenden Objekte und unter kritischer Erörterung der wichtigsten Theorien und Hypothesen —, und einem praktischen Teil, in dem Anweisungen für die Beschaffung des Materials gegeben und die erforderlichen technischen Vorbereitungen — Präparation, Fixierung, Färbetechnik — kurz besprochen werden. Natürlich werden in der Hauptsache Objekte behandelt, die im Binnenlande leicht erhältlich sind, doch wurde ganz mit Recht auf marine Tiere nicht verzichtet, denn einerseits lassen sich wichtige Erscheinungen des Zellenlebens gerade an marinen Tieren besonders instruktiv demonstrieren, an denen sie vielfach auch entdeckt worden sind, anderseits ist die Beschaffung lebenden Materiales vom Meere heute nur noch mit so geringen Schwierigkeiten verbunden, daß wohl an den meisten zoologischen Instituten im allgemeinen zoologischen Praktikum z. B. die Befruchtung und Entwicklung des Seeigeleies regelmäßig am lebenden Objekt durchgenommen wird.

Einige kurze Angaben über den Inhalt der einzelnen Kapitel mögen Umfang und Art der Behandlung des Themas veranschaulichen. Das erste Kapitel gibt als

Einleitung eine Übersicht über den Bau der Zelle im allgemeinen, über Protoplasma und Zellkern. Weiter werden dann Zell- und Kernteilung besprochen, vor allem an den klassischen Objekten *Ascaris*- und Seeigelei und — als einziges botanisches Objekt im Praktikum — den Wurzelspitzen der Zwiebel. Der Teilung der Protozoen ist ein besonderes Kapitel gewidmet. Mehrere Kapitel beansprucht die Spermatogenese (Chromosomenreduktion im Hoden, Bau und Entwicklung typischer sowie atypischer Spermien), desgleichen die Oogenese (Veränderungen von Kern und Plasma im wachsenden Ei, die verschiedenen Nährzelleneinrichtungen und die Reifeteilungen). Einen breiten Raum nehmen natürlich auch Besamung und Befruchtung ein. In den weiteren Kapiteln werden Gebiete der Cytologie behandelt, die in den letzten Jahren durch zahlreiche Untersuchungen — zu einem guten Teil durch die eigenen Arbeiten des Verf. — eine Erweiterung und Vertiefung erfahren haben: Ei- und Samenreifung bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren, die Cytologie der künstlichen Parthenogenese, dann das umfangreiche Gebiet der Heterochromosomenforschung, die Entstehung oligo- und apyrener Spermien. Die Bedeutung des Cytoplasmas für die Vererbung, über die die Ansichten noch auseinandergehen, wird ebenfalls kurz erörtert. Den Beschluß bilden zwei Kapitel über Keimbahnbestimmung durch das Plasma und durch Diminution.

Die Ausstattung des Buches muß als ganz vorzüglich bezeichnet werden. 160 zum Teil farbige Abbildungen — eine Anzahl ist mehrfach reproduziert — sind dem Texte beigegeben, darunter eine große Zahl ausgezeichneter Originale. In Anbetracht dessen erscheint der Preis nicht übermäßig hoch. Man kann nur wünschen, daß der in Aussicht gestellte zweite Teil des Praktikums, der, wie bereits erwähnt, die Zelle in ihren somatischen Funktionen zum Thema haben soll, in jeder Hinsicht auf gleicher Höhe stehen möge.

Nachtsheim (München).

Doflein, F. Zell- und Protoplasmastudien. II. Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. Mit 4 Tafeln und 9 Abbildungen im Text (Abdr aus den Zoologischen Jahrbüchern, Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere, Bd. 39.) Verlag von G. Fischer. Jena 1916. 50 Seiten. Preis: 6 Mark.

Protoplasma und Pseudopodien der Rhizopoden hat Doflein zum Gegenstand einer äußerst interessanten Studie gemacht. Unter Anwendung der Dunkelfeldbeleuchtung vermochte er Bau und Lebenserscheinungen selbst der feinsten Pseudopodien zu beobachten und so in eines der Grundphänomene des Lebens wesentlich tiefer einzudringen, als es bisher möglich gewesen war. Dabei soll nicht unerwähnt bleiben, daß die Untersuchung der genannten Erscheinungen vermittels der Dunkelfeldbeleuchtung einen wahren ästhetischen Genuß bereitet — Ref. hatte des öfteren Gelegenheit, an den Beobachtungen des Verf. teilzunehmen —, und mit Recht fragt Doflein, um wieviel größer wohl noch das Entzücken der alten Naturforscher, vor allem des Klassikers der Protoplasmaforschung, Max Schultze, gewesen wäre, wenn sie die Protoplasmaströmung mit dieser Methodik hätten studieren können, wo die Protoplasmateilchen in einem geradezu magischen Glanz erscheinen, wo die schwebenden und sich bewegenden Körnchen in verschiedenfarbigem Lichte erglänzen und schimmern und funkeln wie Leuchtkugeln. Reizvollere, eigenartigere Bilder vermag wohl kaum das mikroskopische Gesichtsfeld zu bieten.

Die Pseudopodien der Foraminiferen lassen bei Dunkelfeldbeleuchtung ihre Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Substanzen erkennen. Durch die Achse eines

jeden Protoplasmastranges zieht ein feiner Strahl, der Achsenfaden, der aus einer anscheinend festen Substanz, dem Stereoplasma, besteht. Umkleidet wird er von einem in steter Bewegung befindlichen Flüssigkeitsmantel, dem Rheoplasma. Die Ausstreckung der Pseudopodien beginnt mit dem Vorschieben des Achsenfadens, das häufig sehr rasch geschieht, der Achsenfaden schießt geradezu auf. Der wahrscheinlich zuerst nackte Achsenfaden wird sodann mit einer dünnen Schicht anfangs körnchenfreien Rheoplasmas überzogen. Ganz geringe Mengen von Protoplasma genügen schon zur Herstellung eines weiten, reich verzweigten Pseudopodiennetzes. Die Verzweigungen der Pseudopodien sind fast ausschließlich dichotom. Das Wachstum geschieht durch Vermittlung des Rheoplasmas, ständig wandelt sich Rheoplasma in Stereoplasma um. Die meist außerordentlich fein ausgezogene, bisweilen aber auch knopfartig verdickte Spitze des stereoplasmatischen Achsenfadens ist klebrig. Nach Bildung eines neuen Stückes Achsenfaden von gewisser Länge erfolgt eine Anheftung an der Unterlage. Klebt das Ende nicht sogleich an, so führt der Achsenfaden nutierende Bewegungen aus. Bleibt die Spitze an einem beweglichen Objekt haften, so kann der Achsenfaden abgeknickt werden oder vollständig zerbrechen, ein Beweis für den festen Aggregatzustand des Stereoplasmas. Bei der Einziehung der Pseudopodien wird das Stereoplasma wieder in Rheoplasma verwandelt. Erfolgt aber die Einziehung sehr plötzlich — auf starke Reize hin —, so fehlt die Zeit zur Lösung des Stereoplasmas, nur das Rheoplasma wird mitgenommen, während das Netzwerk des nackten Stereoplasmas zurückbleibt und noch stundenlang beobachtet werden kann.

Bei Heliozoen sind Achsenfäden in den Pseudopodien seit langem bekannt. Die Dunkelfeldbeleuchtung läßt sie noch viel klarer hervortreten. Die stets unverzweigten Pseudopodien der Heliozoen sind auffallend starr, bei kleineren Formen sehr dünn und fein. Auch sie können ankleben, tun es aber nur selten. Ihre nutierenden Bewegungen sind meist ausgiebiger als bei den Foraminiferen. Kommt ein Bakterium in die Nähe des Achsenfadens, so neigt sich dieser dem Bakterium zu und alsbald haftet dieses an der klebrigen Oberfläche des Pseudopodiums. Doflein hält diese Bewegung für einen rein mechanischen Vorgang: der zarte Achsenfaden wird von der Masse des Bakterienkörpers angezogen. Bei *Acanthocystis* beobachtet man an dem auswachsenden Achsenfaden an der Spitze häufig ein Bläschen aus noch flüssigem Rheoplasma; ist das Wachstum beendet, so ist auch das Bläschen verschwunden. Bei der Einziehung des Pseudopodiums tritt das Bläschen wieder auf, der Achsenfaden wird wieder verflüssigt. Wie die Achsenfäden der Foraminiferen, knicken auch die der Helozoen häufig ab. Die abgebrochenen Stückchen bleiben meist wie die Nahrungsobjekte am Pseudopodium kleben und werden im Rheoplasma aufgelöst. Bemerkenswert ist, daß die Achsenfäden von *Actinosphaerium* bei Dunkelfeldbeleuchtung ganz anders aussehen als die der kleinen Heliozoen; sie präsentieren sich als starke, glasig aussehende und von zwei feinen hellen Linien begrenzte Gebilde. Parallele Linien im Innern weisen vielleicht auf eine Zusammensetzung der Achsenfäden aus mehreren stabförmigen Gebilden hin.

Eine besonders eingehende Beschreibung finden die Pseudopodien von *Gromia*, die sich wesentlich von denen der Foraminiferen unterscheiden und dadurch auf die besondere Stellung, die dieses bisher zu den Foraminiferen gerechnete Protozoon einnimmt, hinweisen. Ein Achsenfaden fehlt den Pseudopodien von *Gromia*, sie sehen im Dunkelfeld ähnlich aus wie die Filopodien der Thekamöben, werden von zwei scharfen leuchtenden Linien begrenzt, während das Innere meist optisch leer erscheint. Die ausgestreckten Pseudopodien vermögen oft stundenlang in bewegungslosem Zustande zu verharren und bestehen aus sehr zähflüssigem Material. Sie treten in einem dicken

Bündel aus der Schalenmündung hervor, ausgehend von durchsichtigem, homogenem Protoplasma, das vor der Mündung der Schale liegt, sogenanntem »Bewegungsplasma«. Dieses hat die Funktion des Ektoplasmas der Amöben und unterscheidet sich von dem Entoplasma durch festere Konsistenz. Zur Verdauung ist nur das Entoplasma befähigt. Die Nahrungsobjekte vermögen also bei *Gromia* nicht wie bei den Foraminiferen bereits außerhalb des eigentlichen Körpers auf den Pseudopodien verdaut zu werden. Daß bei *Gromia* die Körnchenströmung fehlt und keine Anastomosen gebildet werden — im Gegensatz zu *Allogromia*, einem echten Foraminifer — war bereits durch frühere Untersuchungen bekannt und konnte Doflein bestätigen. Besonderes Interesse beanspruchen die Vorgänge beim Ausstrecken und Einschmelzen der Pseudopodien. Mit Zarnik betrachtet Doflein die Pseudopodien als feste Schläuche, die durch die in ihnen vorströmende Flüssigkeit ausgespannt werden. Die Wand des Schlauches entspricht der Pellicula; sie wird beim Ausstrecken des Pseudopodiums aus Ektoplasma gebildet, indem die äußerste Schicht fester und fester wird. Beim Zurückziehen der Pseudopodien wird die Pellicula wieder verflüssigt. Da aber die flüssige Innenmasse schneller zurückfließt, als der Lösungsprozeß vor sich geht, schnurren die Schlauchwände zusammen, rollen sich spiralig auf und zeigen infolgedessen eigenartige Quer- und Längsfalten an der Oberfläche. Die zusammengeschnurrten Schläuche zerfallen dann in einzelne Brocken, die in den zur Schalenmündung zurückströmenden Plasmamassen mitgeführt werden und so das vergröberte Bild einer Körnchenströmung bieten.

Im Allgemeinen Teil geht Doflein kurz auf die Technik der Untersuchung und ihre Bedeutung ein und wendet sich dann zu einer Besprechung der physikalischen Grundlagen der Bildung von Pseudopodien mit Achsenfibrillen. Bethe bestreitet, daß feste, fadenförmige Strukturen, die im Innern von Flüssigkeiten liegen, die Form einer abgegrenzten Masse jener Flüssigkeit beeinflussen können, es sei denn, daß diese Strukturen direkt in der Oberflächenzone liegen oder doch wenigstens mit ihr in Berührung treten. Letzteres ist nun bei den Achsenfäden der Pseudopodien immer der Fall. Um über die formbestimmende Wirkung feiner fibrillärer Bildungen auf Flüssigkeiten Klarheit zu gewinnen, stellte Doflein einige Versuche an. Er schob Haare durch Flüssigkeitstropfen von verschiedener Viskosität (Wasser, Glyzerin, Honig, Kanadabalsam usw.), die entweder von Luft oder von andern Flüssigkeiten umschlossen waren. In den meisten Fällen verändert das aus dem Tropfen wieder austretende Haar die Form des Tropfens, d. h. die Flüssigkeit folgt infolge der Adhäsion dem Haar, und es entstehen je nach den verwendeten Flüssigkeiten den Pseudopodien mehr oder weniger ähnliche Bildungen. Die Form des »künstlichen Pseudopodiums« hängt von der Viskosität einmal des Flüssigkeitstropfens und dann des Mediums, in dem dieser sich befindet, ab. Je größer die Oberflächenspannung zwischen den beiden Füssigkeiten ist, desto weniger ist es möglich, pseudopodienähnliche Flüssigkeitsfäden zu erzielen. So läßt sich ein Glyzerintropfen, der von Xylol umschlossen ist, kaum ausziehen, während ein Kanadabalsamtropfen im Glyzerinmedium sehr pseudopodienähnliche Bildungen zu liefern vermag. Doflein gedenkt seine Experimente zum Verständnis der Mechanik der Pseudopodienbewegung fortzusetzen.

Man könnte daran denken, daß die Achsenfäden und ähnliche Bildungen Plasmaprodukte sind wie z. B. die Trichiten und Trichocysten der Ciliaten und die sogenannten Klebkörner der Mastigamöben. Doflein neigt indessen mehr der Ansicht zu — und seine Beobachtungen sprechen auch wohl mehr für die Richtigkeit dieser Annahme —, daß es sich um verschiedene Erscheinungsformen der kolloidalen Substanz, die wir Protoplasma nennen, handelt, um die verschiedensten Zwischenstadien zwischen Sol- und Gelzustand.

Zum Schlusse macht DOFLEIN noch auf die Ähnlichkeit der von ihm beobachteten Erscheinungen mit den bei der Kernteilung auftretenden Strukturen aufmerksam. Und in der Tat verdienen diese Analogien unser größtes Interesse. Erinnert nicht das »Aufschießen« eines Achsenfadens bei einem Foraminifer z. B. auffällig an die vom Centrosom aus aufschießenden Sphärenstrahlen? Es verlohnte sich wohl, an einem geeigneten Objekt diese Prozesse einmal mit der von DOFLEIN so erfolgreich angewandten Methodik, der Dunkelfeldbeleuchtung, zu studieren. **Nachtsheim** (München).

MEVES, FRIEDR. Über den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (*Mytilus edulis*, L.). In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87. Abt. II. S. 47—62. 1 Tafel. 1915.

Die *Mytilus*-Spermien tragen hinter dem Kopfabschnitt fünf — mit der ALTMANNschen Methode sich intensiv rot färbende — Kügelchen. Es sind Derivate der Mitochondrien, in ihrer Gesamtheit mit RETZIUS als »Nebenkernorgane« zu bezeichnen, — Im reifen Ei liegen die Mitochondrien zerstreut im Plasma. Außerdem finden sich noch Dotterkügelchen und eine Art von »Dotterkern«. — Nach erfolgter Befruchtung lösen sich die Kügelchen des »Nebenkernorgans« vom Spermienkopf ab und lassen sich nun nicht mehr von den gleich großen Eiplastochondrien unterscheiden. »Damit ist der weiteren Verfolgung der männlichen plastosomatischen Substanz im *Mytilus*-Ei ein Ziel gesetzt.« — Der Schluß der Mitteilung ist Spekulationen über die idioplasmatische Natur des Plastosomen gewidmet. Nachdem MEVES mitgeteilt hat, daß er sich an Hand von JOHANNSENS »Elementen« mit GALTON und MENDEL beschäftigt hat, folgt eine Stelle, die ich hier wörtlich wiedergebe: »Die cytologische Grundlage der Spaltungsprozesse glaubt man vielfach in der sogenannten ‚Reduktionsteilung' gefunden zu haben, welche WEISMANN ohne Kenntnis des MENDELschen Vererbungsmodus von theoretischen Erwägungen aus postuliert hatte. Ich darf dazu bemerken, daß ich schon 1902 konstatiert habe (vgl. auch MEVES 1896), daß eine solche Reduktionsteilung als allgemeines Vorkommnis nicht existiert. Meine weiteren Untersuchungen, zusammen mit der Konfusion, welche bezüglich des ‚Reduktionsproblems' in der cytologischen Literatur von Anfang an geherrscht und immer stärker um sich gegriffen hat, haben die Überzeugung in mir immer mehr befestigt, daß die WEISMANNsche Reduktionsteilung das Phantasieprodukt bleiben wird, als welches sie entstanden ist.« **v. Kemnitz** (München).

MEVES, FRIEDR. Über die Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87. Abt. II. S. 12—46. 4 Tafeln. 1915.

Bezüglich des »Reduktionsproblems« vom MEVESschen Standpunkt bildet vorliegende Arbeit den Auftakt zu der vorangehenden. Auf S. 15 liest man: »Die Individualitätshypothese ... erweist sich auch dadurch als unrichtig, »daß die zahlreichen im Glauben an die Individualitätshypothese unternommenen Versuche eine solche ‚Konjugation' individualisierter Chromosomen zu erweisen, sämtlich gescheitert sind.« Einem so starken Glauben gegenüber gibt es wohl kein Argument! — Die mitgeteilten Befunde beziehen sich auf die in der Bauchhöhle des Pferdes parasitierende *Filaria papillosa*. Aus den technischen Mitteilungen sei hervorgehoben, daß zur Darstellung der Kernsubstanz des ins Ei eingedrungenen Spermiums nur die GIEMSAsche Arsen-Eosinfärbung brauchbar war. —

Wie Mulsow (12) bei dem Nematoden *Ancyracanthus* findet auch Meves bei *Filaria* die Chromosomen im fertigen Spermium als fünf, bzw. sechs, freie Kügelchen vor. Einen Glanzkörper wie ihn Mulsow bei *Ancyracanthus* beschrieben und er sonst bei Nematoden weit verbreitet ist, hat Meves nicht gesehen, obgleich manche seiner Abbildungen stark an einen solchen erinnern. Der Nebenkern (»Plastochondriumkörper«) ist recht voluminös, bald kugelig, bald schalenförmig, bald cylindrisch. — Die jungen Oocyten entfalten massenhaft Plastokonten, die aber in dem Maße, wie das Ei wächst, dünner werden und schließlich in feinste Plastosomen zerfallen. Das Verhalten der Plastochondrien bei der Befruchtung von *Filaria* schließt sich eng an die Verhältnisse bei *Ascaris* an, mit dem Unterschied, daß bei *Ascaris* die Plastochondrien aus dem Spermienkörper erst nach mehrfacher Teilung, bei *Filaria* dagegen ungeteilt ins Eiplasma auswandern und erst dann zerfallen. — In dem ersten Stadium der Furchung finden sich die Plastochondrien noch in Form von feinsten Körnchen, später in Form dicker Plastokonten. »Männliche und weibliche Plastochondrien«, meint Meves, »müssen sich also zu einem Mischprodukt vereinigt haben.« — Bezüglich der Chromosomenverhältnisse findet Meves, daß — wie bei *Ancyracanthus* — sich in verschiedenen Eiern entsprechender ♂ und ♀ bald elf bald zwölf Chromosomen finden. — Leider gibt Meves nichts darüber an, ob es bei der Furchung von *Filaria* zu einer Diminution kommt oder nicht. Dafür erhält aber Mulsow einen Tadel, daß er sich nicht darüber ausgesprochen hat, ob die Chromosomen des *Ancyracanthus*-Sperminms nach der Besamung Zu- oder Abneigung gegen Farbstoffe zeige! — Im »Schluß« versucht Meves die Hypothese von der idioplasmatischen Natur der Plastochondrien im allgemeinen und beim Seeigel im besonderen dadurch zu retten, daß er die Vermutung ausspricht, die Substanz des Mittelstückes, die bei der ersten Furchungsteilung in nur eine Blastomere gelangt, gehe in die Zellen über, welche die spätere »Seeigelanlage« liefern. — Wozu diese Verrenkungen? Buchner (13) hat schon darauf hingewiesen, daß die experimentelle Entwicklungsgeschichte gerade der Seeigel beweist, wie schlecht Theorie und Tatsachen der Mitochondrienlehre miteinander harmonieren. — Man mache das Experimentum crucis und trenne auf dem zweiten Zellenstadium die Blastomeren einer Seeigelkreuzung, zeige, daß die Blastomeren, die keine väterlichen Mitochondrien (Spermienmittelstück) enthalten, auch keine väterlichen Larven- bzw. Seeigeleicharaktere liefern und umgekehrt, und der Beweis der idioplasmatischen Natur der Mitochondrien ist erbracht. **v. Kemnitz** (München).

Retzius, Gustaf. Was sind die Plastosomen? In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84 Abt. I. S. 175—214 1 Tafel. 1914

Polemisch gegen Meves. Verf. bemüht sich vor allem zu zeigen, daß an der ganzen Plastosomenlehre nichts neu ist als der Name. Das was Meves und seine Schüler als Plastosomen usw. in Anspruch genommen haben, sei in Wirklichkeit nichts andres, als die »Fila« bzw. »Filarmasse« Flemmings, die »Granula« Altmanns und die Netz- und Fadenwerke des Protoplasmas, die sowohl Verf. als auch andre zu wiederholten Malen beschrieben haben. Es handele sich also gar nicht um eine neue Lehre von der Struktur des Protoplasmas, sondern um altbekannte Dinge. Die Bezeichnung »Plastosomen« lehnt Verf. ab, weil sie eine nicht erwiesene Funktion der Mitochondrien vorwegnimmt und empfiehlt dafür den nichts vindizierenden Arnoldschen Terminus »Plasmosomen«. Schließlich vermißt Verf. eine scharf umschriebene Definition dessen, was unter »Plastosomen« eigentlich zu verstehen ist. **v. Kemnitz** (München).

Meves, Friedr. Was sind die Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von G. Retzius. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 85 Abt. I. S. 279—302. 1914

Antikritik gegen Retzius. Die Mitochondrien haben mit den Strahlungen und Fadengerüsten gar nichts zu tun. Sie entsprechen lediglich den alten Fila Flemmings (d. h. jene Fila, die Flemming im Leben beobachtet hatte) und den Granula Altmanns. Die Bezeichnung »Plastosomen« findet nach Meves seine Berechtigung in dem Umstand, daß eine Reihe von Untersuchungen der letzten Jahre den Beweis dafür erbracht hat, daß besonders die fibrillöse Differenzierung im Laufe der Ontogenese auf Kosten der »Plastosomen« vor sich geht. Von Interesse ist schließlich die Definition des Begriffes »Plastosomen«, die daher im Wortlaut angeführt sei: »Die Plastosomen sind Körner oder Fäden spezifischer Natur, welche vielfach schon intra vitam sichtbar sind; sie sind in allen Zellen des embryonalen und in zahlreichen des ausgewachsenen Körpers vorhanden: sie liegen zwischen den Strahlungen oder zwischen den an Stelle der Strahlungen eventuell vorhandenen Fadengerüsten, welche letzteren hinsichtlich ihrer Vitalität zweifelhaft sind; sie werden durch stärkere Säuren oder stärkere saure Fixierungsmittel gelöst; sie können durch geeignete Methoden im mikroskopischen Bild (völlig oder nahezu völlig) für sich allein dargestellt werden; sie gehen bei der Teilung von der Mutterzelle in die Tochterzellen über; sie bilden nach einer großen Anzahl von Autoren das Anlagematerial für die verschiedensten Differenzierungen, welche im Laufe der Ontogenese auftreten; männliche Plastosomen werden bei der Befruchtung mit dem Spermium ins Ei übertragen usw.« **v. Kemnitz** (München).

Meves, Friedr. Was sind die Plastosomen? II. Bemerkungen zu dem Vortrag von C. Benda: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87. Abt. I. S. 287—308. 1915.

Polemisch gegen Benda. Wie Retzius ist auch Benda der Meinung, daß Meves »durch Bevorzugung der E.-H.-Färbung, welche außer den Mitochondrien die Mitomfäden färbt, diese vielfach zu den Mitochondrienformationen rechnet«, eine Auffassung, die Meves unter Hinweis auf die verschiedenen von ihm angewandten Methoden zurückweist. Die Bendaschen Methoden als »typisch« zu bezeichnen, hält Meves für eine Überschätzung. In ähnlicher Weise wie gegen Retzius verteidigt Meves weiterhin seine neue Terminologie. Anmerkung des Ref.: In der Sache selbst dürfte Meves sowohl Retzius als Benda gegenüber unzweifelhaft im Recht sein. Denn daß die Mitochondrien und Plastosomen nichts mit den Strahlungen oder »Faden- und Gerüststrukturen« zu tun haben und auch nicht etwa in diese eingelagert sind, wie Retzius und Benda meinen, ist wohl nicht zu bestreiten. Die Begriffsverwirrung, die nun eingerissen, haben freilich die Mitochondrienforscher selbst angerichtet. Wollte man doch endlich einsehen, daß die Mitochondrien-Plastosomen nichts mit der »Protoplasmastruktur« zu tun haben. Sie sind von der eigentlichen Plasmastruktur — falls eine solche in vivo überhaupt vorhanden ist — ebenso unabhängig, wie etwa der Zellkern, Sekret-, Dotter- und Pigmentgranula, Fibrillen aller Art usw. Es handelt sich also um Zellorganellen, um Strukturelemente im Protoplasma selbst, aber nicht um eine Protoplasmastruktur im Sinne der Waben-, Faden- oder Gerüstlehre, eine Auffassung, die auch Laguesse (11), Levi (12), Tomi (14) u. a. vertreten. Der Umstand, daß Flemming seine »Fila« im fixierten Bild, ebenso wie Altmann sein »Granula« als intime Plasmastruktur auffaßten und es sich später herausstellte, daß ein Teil dieser Elemente mit den Mitochondrien-Plastosomen identisch ist, hat wohl viel zu der Verwirrung mit beigetragen. **v. Kemnitz** (München).

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERZEHNTER BAND
ERSTES HEFT
MIT 30 TEXTFIGUREN UND 7 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 13. JULI 1915



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1915

Preis: M. 32,—.

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 1. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV FÜR ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERZEHNTER BAND
ZWEITES HEFT
MIT 33 TEXTFIGUREN UND 7 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 30. NOVEMBER 1915



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1915

Preis: M. 26.—.

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 2. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERZEHNTER BAND
DRITTES HEFT
MIT 30 TEXTFIGUREN UND 11 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 12. SEPTEMBER 1916



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1916

Preis: M. 28.—.

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 3. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



VIERZEHNTER BAND
VIERTES HEFT
MIT 92 TEXTFIGUREN UND 6 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 19. JUNI 1917



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1917



Preis: M. 30.—.

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Den Herren Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten. daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 4. Heftes.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Aus der Zeit Maria Theresias

Tagebuch des Fürsten Johann Josef Khevenhüller-Metsch

Kaiserlichen Obersthofmeisters
1742—1776

Herausgegeben im Auftrage der Gesellschaft für neuere Geschichte Österreichs von

Rudolf Graf Khevenhüller-Metsch und Hanns Schlitter

I. Band (1742–1744)	Mit 1 Tafel in Heliogravüre. 1907. (VIII, 346 S.) gr. 8. M. 7.–, in Leinen geb. M. 8.50
II. Band (1745–1749)	Mit 2 Tafeln. 1908. (III, 632 S.) gr. 8. M. 14.–, in Leinen geb. M. 15.50
III. Band (1752–1755)	Mit 1 Tafel. 1910. (III, 639 S.) gr. 8. M. 14.–, in Leinen geb. M. 15.50
IV. Band (1758–1759)	Mit 1 Tafel. 1911. (III, 313 S.) gr. 8. M. 7.–, in Leinen geb. M. 8.50
V. Band (1756–1757)	Mit 1 Tafel. 1914. (III, 464 S.) gr. 8. M. 10.50, in Leinen geb. M. 12.–

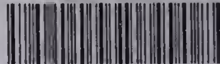
Aus den Besprechungen:

Auf den großen Wert dieser Veröffentlichung für die äußere und innere Geschichte Österreichs in der Zeit Maria Theresias habe ich schon gelegentlich der Besprechung der früher erschienenen Bände hingewiesen. — Die neu vorliegenden Bände führen uns in die Zeit des Siebenjährigen Krieges. Es ist gerade heute belehrend, die Rückwirkung dieses furchtbaren Ringens auf Staat und Gesellschaft an der Hand sorgfältiger tagebuchartiger Aufzeichnungen eines wohlunterrichteten Mannes zu beobachten, um so mehr, als wir in den wieder ungemein reichhaltigen und wertvollen Anmerkungen stets die aktenmäßigen Belege zu dessen Berichten vorfinden.

Ludwig Bittner, Wien. Deutsche Literaturzeitung, Jg. 1915, Nr. 11.

Vorliegendes Heft enthält den Verlagsbericht 1916 von Wilhelm Engelmann in Leipzig, sowie Ankündigungen über die soeben in neuer Auflage erschienenen Werke: Hellpach, Die geopsychischen Erscheinungen, 2. Aufl., Villiger, Gehirn und Rückenmark, 4. Aufl., und Schneider, Illustriertes Handwörterbuch der Botanik, 2. Aufl.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


AMNH LIBRARY
100229683